ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 74

8

АВГУСТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *А. З. Лакомская* и *Г. Н. Мартьянова*

Сдано в набор 11.05.89. Подписано к печати 15.08.89. М-34206. Формат бумаги 70×100[1]/[16].
Бумага книжно-журнальная № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 13.65.
Усл. кр.-отт. 13.98. Уч.-изд. л. 16.47. Тираж 2218. Тип. зак. 1564. Цена 1р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 350-73-36

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

VIII ДЕЛЕГАТСКИЙ СЪЕЗД ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (Алма-Ата, 1988 г.)

УДК 58 : 061.2 : 061.3

ПРИВЕТСТВИЕ VIII ДЕЛЕГАТСКОМУ СЪЕЗДУ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

A. A. ABDULIN. THE GREETING TO THE VIII-TH DELEGATE'S CONGRESS OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

Глубокоуважаемые делегаты и участники VIII съезда Всесоюзного ботанического общества!

Совсем недавно все мы с вами были свидетелями большого события в нашей стране — XIX Всесоюзной конференции КПСС, где были подведены итоги перестройки нашего общества. Три последних года действительно можно назвать поворотными. Усилиями партии и трудящихся удалось остановить сползание страны к кризису во всех сферах жизни. В докладе М. С. Горбачева четко прозвучали слова о том, что перестройка, обновление социализма немыслимы без всемерной активизации интеллектуального, духовного потенциала общества.

Большое значение партия придает вкладу ученых в перестройку, ускорению научно-технического прогресса, связанного с развитием авангардных технологий — микроэлектроники, робототехники, биотехнологии и т. д. В развитии науки, как и всей жизни, произошли позитивные перемены. Принимаются меры по изменению системы планирования, финансирования и материального обеспечения фундаментальных исследований и разработок, ускоренного использования научных достижений в практике, стимулирования научного труда Академии.

Если говорить о тех сложностях и трудностях, которые имеют место в науке, то необходимо отметить прежде всего застой в развитии фундаментальных исследований, которые определяют уровень самой науки и научно-технического прогресса. Науке нередко навязывались направления исследований, которые не вытекали из логики ее собственного развития. И наоборот, многие перспективные области исследований не получали своевременной поддержки или даже запрещались.

В итоге за последние десятилетия общественный статус науки и престиж научной деятельности явно понизились. Самое тревожное состоит в том, что в застойные годы произошло отставание науки по ряду ведущих направлений, а преобладающим стало ее «догоняющее» развитие. Ненормальным является то обстоятельство, что на долю академического сектора науки, выполняющего основной объем фундаментальных исследований, приходится всего лишь 6.8 % всех средств, выделяемых для научных исследований.

Вот почему сегодня так остро стоит вопрос об исправлении всех этих ошибок и упущений в научной политике.

Ботаническая наука — одна из древнейших наук — в последние годы в нашей стране достигла серьезных успехов. Многие ее направления имеют ключевое значение, и их успешное развитие обогатит еще большими теоретическими положениями и практическими выводами биологическую науку в целом.

Ботаника, охватывающая огромный круг проблем, — от закономерностей строения, распространения и взаимоотношений растений со средой до возможностей и путей хозяйственного использования растений — имеет жизненно важное значение для человечества.

Современный этап развития нашего общества требует прежде всего от ботаников решения сложных задач и нового экологического мышления, основанного на глубоких знаниях, на бережном отношении к природным ресурсам.

К сожалению, мы еще недостаточно глубоко осознаем ту великую космическую роль зеленого царства, о которой говорил еще Климент Аркадьевич Тимирязев, недооцениваем роль ботаники как производительной силы общества. Растительный покров нашей планеты — это источник нашего существования, и от того, как мы будем обращаться с ним, во многом зависит наше будущее.

Кому, как не биологам, ботаникам, физиологам, генетикам знать реальную цену всякого рода глубоко непродуманных хозяйственных воздействий, которые могут и уже приводят к существенным необратимым и нежелательным антропогенным изменениям растительного покрова.

Предотвратить негативное влияние хозяйственной деятельности человека на хрупкий зеленый покров планеты, предложить пути рационального использования и эффективной охраны растительных ресурсов можно только на основе глубокого знания закономерностей жизненных процессов растений, их структурно-функциональной организации. Именно поэтому дальнейшее развитие ботанической науки приобретает особо важную значимость на данном этапе развития общества.

Эти вопросы особенно важны для нашей республики, которая, как вам известно, является второй по площади после РСФСР.

Занимая огромную территорию, раскинувшуюся на 3000 км от низовьев Волги и берегов Каспия до Зайсана и Алтая и на 1600 км от Западно-Сибирской низменности до горных сооружений Тянь-Шаня, Казахстан характеризуется весьма разнообразными природными условиями, поэтому усилия ученых-ботаников республики были направлены на инвентаризацию растений, изучение строения и динамического состояния растительного покрова. Интенсивное развитие промышленности, строительство новых городов, освоение целых регионов ставит перед ботаниками большие задачи по прогнозированию состояния растительного покрова под влиянием антропогенного воздействия.

Круг вопросов, который будет обсужден на данном съезде, чрезвычайно широк, разнообразен и сложен. Мы надеемся, что VIII съезд ВБО будет этапным моментом, послужит мощным импульсом в интенсификации ботанических исследований и прежде всего для наших ботаников.

Позвольте мне от имени ЦК Компартии Казахстана, правительства республики и президиума АН КазССР, всей научной общественности республики приветствовать вас на древней казахской земле, пожелать делегатам и гостям съезда плодотворной работы, творческих успехов, приятного пребывания в столице нашей республики — Алма-Ате.

Вице-президент АН КазССР академик
А. А. Абдулин.

Получено 11 IV 1989.

УДК 58 : 001 (574)

И. О. Байтулин

УСПЕХИ БОТАНИКИ В КАЗАХСТАНЕ[1]

I. O. BAYTULIN. THE ACHIEVEMENTS OF BOTANY IN KAZAKHSTAN

История ботанических исследований в Казахстане началась с научных экспедиций Петра Семеновича Палласа, охвативших в 1768—1794 гг. обширные территории Российской Империи: Поволжье, Прикаспийскую низменность, Башкирию, Забайкалье, Сибирь, Урал и Северный Кавказ. Его ботаническими экспедициями были обследованы территории Уральской, Гурьевской, Павлодарской, Семипалатинской областей Казахстана.

В разное время крупными учеными проводились флористические сборы и ботанико-географические исследования в разных регионах нашей республики — К. Ф. Ледебуром и А. А. Бунге на Алтае (1826), А. Леманном от Оренбурга до Кызылкума (1841), Г. С. Карелиным и П. Е. Кирилловым (1840—1841) в Джунгарии и Семиречье, а также А. И. Шренком (1840—1843), И. Г. Борщовым в Арало-Каспийском крае (1857—1858), В. П. Семеновым-Тян-Шанским в Джунгарии, на Тянь-Шане, в Прибалхашье (1856—1857), Н. А. Северцовым в Каратау (1866), А. Я. Гордягиным в Северном Казахстане (1890—1897, 1906), В. В. Сапожниковым на Алтае, Сауре и Тянь-Шане (1899, 1902, 1904), В. И. Липским в Джунгарском Алатау (1909) и др. Обширные флористические и геоботанические исследования были проведены в Казахстане и экспедициями Переселенческого управления. На основе полученных материалов были охарактеризованы физико-географические условия, выяснены в основных чертах флора и растительность нашей страны. Несмотря на всю значительность этих работ и высочайший авторитет их исполнителей, они носили спорадический характер и не позволяли составить более целостную ботаническую характеристику.

Начало планомерных ботанических исследований в Казахстане было связано с открытием в 1932 г. ботанического сектора при Казахстанской базе АН СССР, которым руководили виднейшие ботаники страны: Б. К. Шишкин, М. Г. Попов и Н. В. Павлов.

В задачу ботанического сектора на первом этапе входило тщательное флористическое изучение малоисследованных районов Казахстана и проведение там массовых сборов гербария. Всю эту работу возглавлял знаток среднеазиатской флоры М. Г. Попов, затем Н. В. Павлов, В. П. Голоскоков.

Особенно много специальных экспедиций по сбору растений было организовано в послевоенные годы, когда в институт доставлялись огромные коллекции. В период с 1933 по 1960 г. в республике работало около 70 флористических экспедиций. В настоящее время все материалы инсерированы в Республиканском гербарии, коллекция которого насчитывает около 200 000 гербарных листов. По количеству и качеству собранных коллекций он — один из лучших в Советском Союзе. В коллекции отдельно выделен гербарий типов, т. е. эталонных образцов, по которым описаны новые для науки виды растений, насчитывающие более 350 таксонов.

Республиканский гербарий послужил основой для написания флористических работ, в том числе 3-томной «Флоры Центрального Казахстана» (1928—1938), 9-томной «Флоры Казахстана» (1956—1966), 2-томного «Иллюстрированного определителя растений Казахстана» (1969—1972), определителей семейств Злаков (1948), Маревых (1955), Бобовых (1962), сорных растений (Оразова,

---

[1] Публикуются доклады, прочитанные на пленарном заседании VIII съезда ВБО. Доклад Б. Н. Тихомирова, Р. В. Камелина, М. С. Боч, Д. В. Гельтмана «Охрана растительного покрова как ключевая проблема современной экологии» в редакцию не поступил.

1972), «Красной книги Казахской ССР», «Флоры Джунгарского Алатау» (Голосков В. П., 1984), «Высокогорной флоры Северного Тянь-Шаня» (Байтенов М. С., 1985), осуществлено 15 выпусков «Ботанических материалов Гербария Института ботаники АН Казахской ССР» и др. Всего зарегистрировано 5700 видов, в том числе около 600 эндемичных.

В настоящее время разрабатывается тема АИПС — флора Казахстана с целью создания банка данных и последующего его использования для более углубленных флористических и ботанико-географических исследований.

Одновременно были развернуты работы и по изучению флоры низших растений. Под руководством С. Р. Шварцман был создан один из крупнейших гербариев низших растений, насчитывающий около 80 000 образцов. Тщательное изучение гербарного материала послужило основой для составления и издания «Флоры споровых растений Казахстана» в 13 томах 20 книгах. В них помещены описания 4450 видов и форм грибов и свыше 500 видов лишайников.

Важным вкладом в науку является открытие 8 новых родов, 380 видов и 46 форм грибов; разработана классификация современных ареалов грибов, что позволило установить пути формирования микофлоры Казахстана.

Основные результаты анализа флоры низших растений Казахстана были приведены в монографиях С. Р. Шварцман «Материалы к истории микофлоры Казахстана» (1962) и Б. К. Калымбетова «Микофлора Заилийского Алатау» (1969).

Флористическим исследованиям отдельных регионов посвящены работы М. П. Васягиной (1953), Н. Ф. Писаревой (1969), З. М. Бызовой (1970), Н. М. Филимоновой (1971), Н. Т. Кажиевой (1976), Д. И. Самгиной (1987). Авторы сводки 13-томной «Флоры споровых растений Казахстана» были удостоены Государственной премии Казахской ССР за 1988 г. В настоящее время успешно развивается экологическое направление в изучении грибов (Нам, 1983; Абдильдина, 1987).

Важным итогом анализа флоры споровых растений явилось включение впервые в СССР редких и реликтовых грибов и лишайников в «Красную книгу Казахской ССР» и «Красную книгу СССР».

С 1967 г. под руководством Б. К. Калымбетова были начаты исследования по биологии фитопатогенных (ржавчинных и почвенных) грибов. С 1977 г. эту работу продолжают его ученики: С. А. Абиев, Б. Д. Ермекова и др. Полученные результаты позволили авторам разработать и внедрить в производство ряд рекомендаций по борьбе со ржавчиной и корневой гнилью зерновых культур.

Одновременно с флористическими работами в широких масштабах осуществлялись и геоботанические исследования в пустынной, степной и горных областях Казахстана. Выявлены зональные, вертикальные и региональные особенности растительного покрова. Изучены состав, структура и продуктивность растительных сообществ, биология и экология основных кормовых растений (Рубцов, 1948; Быков, 1950, 1985; Кубанская, 1956; Степанова, 1962; Курочкина, 1966, 1978; Кириченко, 1980; Ролдугин, 1983; Демина, Арыстангалиев, 1986, и др.).

Изучена биологическая продуктивность растительности Казахстана как часть исследований, проведенных в СССР по Международной биологической программе (МБП) («Ресурсы биосферы», 1975; «Биологическая продуктивность растительности Казахстана», 1974).

Ряд работ посвящен разработке теоретических и методических вопросов фитоценологии и биоценологии, проблемам эдификаторов, классификации пастбищ и сенокосов (Быков, 1953, 1965, 1979 и др., Курочкина, 1978).

На целинных землях Акмолинской (Целиноградской) обл. проводили отбор земель для организации новых хозяйств и геоботаническое картирование территории ряда целинных совхозов Павлодарской, Карагандинской областей (Арыстангалиев, 1974; Курочкина и др., 1984).

Крупнейшим вкладом в теорию геоботаники явились монография Б. А. Быкова по геоботанике, обобщение по доминантам растительных сообществ Советского Союза, экологический и геоботанический словари. В 3-томном издании «Доминанты Советского Союза» прокомментированы 1386 доминантов и субдоминантов растительного покрова, среди которых 176 эндемов.

Значительный фундаментальный интерес представляют исследования Быкова по лесной растительности, структуре сообществ, классификации и районированию, уровнях развития, консорциях (в том числе ели Шренка), конассоциациях как категории динамики, предложен ряд методов изучения растительности. Многие положения Быкова развиваются его учениками и последователями.

Ученые академии приняли участие в обследовании биокомплексов новых районов освоения в Центральном Казахстане на совместных стационарах Института ботаники АН КазССР, БИН и ЗИН АН СССР (Биокомплексные исследования в Казахстане. Т. I—III. 1969, 1976).

Идеи и методы этих исследований развиваются на ботанических стационарах в Приаралье, Прибалхашье, лугах р. Чу, на высокогорьях Тянь-Шаня, на осушенном дне Арала. Наряду с детальным изучением структуры, географии и флористического состава синтаксонов решались вопросы устойчивости, взаимосвязи со средой (климат, почва, фаунистический состав), в том числе и на основе физиологических показателей (водный режим растений, фотосинтетическая активность и т. д.). Биопродуктивность, динамика урожайности и влияние условий использования позволили рекомендовать (и обосновать научно) мероприятия по охране, рационализации выпаса и поставить некоторые опыты по улучшению ландшафтных сообществ (белоземельнополынников, биюргунников, житняково-кустарниковых сообществ песков).

Составлены геоботанические карты ряда областей и обзорные карты растительности Казахстана, некоторые из них — карты Кустанайской, Гурьевской областей и карты растительности Казахстана — были опубликованы (Демченко, 1959; Быков, 1963; Арыстангалиев и др., 1982). Эти карты используются при планировании освоения природных растительных и земельных ресурсов и природоохранных мероприятий.

Выявлены закономерности зонального и провинциального разделения пустынной территории Гоби (МНР). Разработана типология кормовых угодий пустынной части республики, а также составлена карта кормовых угодий Заалтайской Гоби (Рачковская, 1986).

Эколого-физиологическое направление исследований на экосистемном (фитоценотическом) уровне организации развивается при натурных наблюдениях при сравнении сообществ в их динамике (Л. В. Шабанова, Ю. И. Васильев). Среди обнадеживающих результатов следует назвать установление лимитирующей и средообразующей роли доминантов в ценозах, совместимость видов в сообществах, выявление признаков и новые методические подходы к анализу структурно-функциональной активности фитоценозов по шкале дигрессии. Функциональная деятельность рассматривается как индикатор положения видов в системе.

Значительные теоретические и методические успехи достигнуты в изучении динамики растительного покрова под руководством Л. Я. Курочкиной. Накоплен большой фактический материал по сукцессиям псаммофитной, зональной полукустарничковой и галофитной растительности. Это позволило расширить представления о сингенезе, выделить основные линии (сукцессионные ряды) частных смен растительности песков, поднять вопросы картографирования смен и управления сменами, приступить к разработке территориальных единиц для целей ее картографирования.

Немаловажное значение имеет перспектива оценки процессов опустынивания, основа которой заложена в совместной работе Института ботаники

АН КазССР с Институтом пустынь АН ТССР и Институтом почвоведения АН КазССР при составлении карты опустынивания Средней Азии и Казахстана.

В перспективе геоботанические исследования будут развиваться в направлении изучения закономерностей пространственного распределения растительного покрова Казахстана (картографирование, районирование, типология растительности) и разработки научных основ его рационального использования и охраны. Будет проведено дальнейшее изучение современного состояния, перспектив использования и охраны растительности для составления многотомной сводки «Растительный покров Казахстана», изучение и картографирование растительности важнейших территориальных комплексов Казахстана с привлечением материалов космической информации, разработка прогноза изменения растительного покрова в связи с гидростроительством и антропогенным воздействием, составление научных основ рациональной эксплуатации естественных пастбищ и сенокосов МНР.

Большая работа по изучению растительного покрова республики проводится геоботаниками Проектно-изыскательского института Госагропрома КазССР, Казгипроземом.

Исследование растительных ресурсов Казахстана связано с именами таких крупных ученых, как П. С. Массагетов, Н. И. Рубцов и особенно Н. В. Павлов.

Наибольшее развитие в фиторесурсных работах 60—70-х гг. получило изучение дубильных растений, что было вызвано потребностями народного хозяйства республики. Было установлено, что по содержанию и качественному составу дубильных веществ практический интерес представляют горцы дубильный и бухарский, щавель тяньшанский, ревени татарский и Максимовича. Для этих видов растений даны эколого-фитоценотическая характеристика, распространение и запасы, выявлены возможности их интродукции. Итоги этих многолетних работ обобщены в известной монографии В. П. Михайловой «Дубильные растения Казахстана» (1968). По запросам хозяйственных организаций выполнялось разностороннее изучение таких разнообразно используемых технических растений, как тростник обыкновенный и чий блестящий (Демидовская, 1964; Исамбаев, 1986). Среди других полезных растений тщательно и полно исследованы такие растения флоры Казахстана, как анабазис безлистный (Клышев, 1961) и мыльный корень (Беспаев, 1966), дикие яблони Казахстана (Джангалиев, 1977). Необходимо отметить, что все перечисленные исследования завершались конкретными рекомендациями по их рациональному использованию.

В последующей тематике работ по растительным ресурсам все большее место стали занимать лекарственные растения. Установлен видовой состав лекарственной флоры, изучались особенности географического распространения этих видов и их запасы в наиболее богатой части на юго-востоке Казахстана. Эти исследования выполнялись в рамках совместных комплексных тем учреждений АН КазССР и Минздрава КазССР. В итоге показано, что выявленные ресурсы лекарственных растений достаточны для удовлетворения потребностей в лекарственном растительном сырье. Эти материалы отражены в «Рекомендациях по рациональному использованию и охране ресурсов лекарственных растений Казахстана» (1987), в выпуске 6 тематических и монографических сборников статей (1966, 1972, 1975, 1976, 1978, 1984). Одновременно завершено всестороннее исследование отдельных групп и видов лекарственных растений, таких как живокость (Джакупова, 1969), гармала (Сафина, 1977), зайцегубы (Кулаковская, 1975), гелиотропы (Золотавина, 1971), сирень и желтушник (Ахметжанова, 1977), девясил (Синицына, (1980), эфедра хвощевая (Губанов, Синицын, 1966, и др.), полыни (Ряховская, 1983; Егеубаева, 1985).

Выявлены ресурсы солодок в Казахстане, разработаны пути их рационального использования и восстановления после заготовок. Доказана возможность и эффективность промышленной культуры солодки как в чистых, так и смешанных (со злаками) посевах. Итогом этих исследований было несколько завершен-

ных работ, выпуск рекомендации и 2 монографий (Кузьмин, 1979; Худайбергенов, 1979; Саурамбаев, 1985).

Значительное место занимали также поиски растений — источников биологически активных веществ: флавоноидов, кумаринов. Завершено ресурсное изучение флавоноидосодержащих растений юго-востока Казахстана (Кукенов, 1984) и анатомо-морфологическое исследование ферул (Пименов, Сафина, 1983).

В дальнейшем ботанико-ресурсоведческие работы в республике должны носить еще более глубокий, комплексный характер. Должна быть завершена полная инвентаризация полезных растений всего Казахстана. Для каждого сырьевого вида растений будет дана развернутая ресурсная характеристика по биологии, продуктивности, химизму и режиму использования.

Глубокое изучение структуры, возрастного состава ценопопуляции естественных лекарственных растительных угодий позволит выяснить закономерности динамики этих фитоценозов и послужит надежной основой для разработки рациональных путей эксплуатации и эффективных мер охраны этих угодий.

В Казахстане возник ряд научных школ: палеоботаники (В. С. Корнилова), экологической морфологии растений (И. О. Байтулин), экологической физиологии растений (С. А. Бедарев), экспериментальной микологии (Б. К. Калымбетов), экспериментальной гидроботаники (Т. Т. Таубаев), растительной цитологии (Ф. И. Камалетдинова) и др.

В Казахстане создана система ботанических садов, сотрудники которых ведут успешную работу по интродукции и селекции декоративных растений (В. Г. Рубаник, М. А. Проскуряков и др.). Проведен интродукционный анализ около 1500 видов древесно-кустарниковых растений (в том числе 250 видов и форм хвойных пород) в Главном ботаническом саду АН КазССР, 402 вида — в Алтайском, столько же — в Илийском, 165 видов — в Мангышлакском ботанических садах. По итогам этих исследований опубликован ряд крупных монографий — «Итоги интродукции голосеменных в Казахстане» (Рубаник, 1974), «Розы» (Бессчетнова) — и разработан ассортимент декоративных растений для озеленения городов и населенных пунктов Казахстана.

Проведена большая работа по интродукции редких видов растений Казахстана.

Исследования по генетике растений в Институте ботаники, начатые в 50-е гг. под руководством члена-корреспондента АН КазССР А. М. Габбасова и позднее академика АН КазССР Г. З. Бияшева, позволили охарактеризовать некоторые фундаментальные закономерности отдаленной гибридизации, мутагенеза, цитогенетики кукурузы, пшеницы и ячменя, генетики количественных признаков самоопыляющихся культур, генетики инцухт-линий сахарной свеклы.

На линейной основе создано 2 гибрида, превысившие по сбору сахара районированные сорта в предварительном сортоиспытании на 15—20 %. Совместно с КазНИИ земледелия выведен и районирован новый сорт сахарной свеклы — Казахский полигибрид 24.

В 1987 г. Институт ботаники АН КазССР включен в число соисполнителей научно-технической программы Совета Экономической Взаимопомощи, что открывает широкие возможности для использования коллекции инцухт-линий сахарной свеклы в качестве компонентов для создания устойчивых к основным болезням сахарной свеклы гетерозисных гибридов в рамках специализации и кооперации учреждений СЭВ. Уже сейчас получена линия, устойчивая к эризифозу.

Не менее важной проблемой селекции сахарной свеклы является закрепление гетерозиса в ряде поколений, что вполне возможно путем использования апомиксиса. В лаборатории ведутся плодотворные исследования в этом направлении. Обнаружены формы с отдельными элементами апомиксиса, и проводится их разностороннее изучение.

Теоретическое и практическое значение имеют проводимые в лаборатории работы по радиационной цитогенетике. Радиобиологами изучена сравнительная радиочувствительность основных сельскохозяйственных культур, выращиваемых в республике, и по каждой из них установлены радиостимулирующие и мутагенные дозы гамма-излучений. Для ряда зерновых и зернобобовых культур выявлена определенная связь между устойчивостью к излучению и такими биохимическими показателями, как активность окислительно-восстановительных ферментов, содержание эндогенных восстановителей, активность ДНК, РНК и др.

Впервые изучено радиомодифицирующее действие различных биологически активных соединений, выделенных и синтезированных в Казахстане, на цитогенетические эффекты ионизирующих излучений. Выявлено радиозащитное действие отдельных природных соединений фенольной породы (лейкоэфдин, сульфасоль хризофановой кислоты) и синтетических ростоактивирующих веществ (ацетиленовые производные пиперидина) на растения. Исследованы закономерности формообразования ячменя при пред- и пострадиационной обработке семян ячменя этими соединениями. Установлены оптимальные дозы гамма-облучения семян и концентрации биологически активных соединений, способствующие при совместном воздействии повышению частоты и спектра индуцированных мутаций.

Получены новые мутантные формы ячменя с комплексом хозяйственно ценных признаков: высокорослые, раннеспелые с продуктивным колосом, плотноколосые с укороченной соломиной, короткоостистые, полуголозерные, многорядные, устойчивые к полеганию и болезням, которые являются ценным исходным материалом для практической селекции. В настоящее время изучается цитогенетическая, генетическая и биохимическая природа вновь интродуцированных мутантов, проводится генетический анализ мутантных признаков и анализируются возможности использования полученных форм в практической селекции.

Итоги исследований по генетике растений отражены в ряде тематических сборников, а также монографиях: «Сахарная свекла» (Бияшев, 1986), «Радиочувствительность растений» (Сейсебаев, 1986), «Формирование количественных признаков у риса» (Седловский и др., 1986). В процессе работы получено значительное количество хозяйственно ценных форм зерновых культур (А. М. Габбасов, С. В. Шкуренко, и др.) и линий сахарной свеклы, которые переданы в селекционные учреждения, и создан полигибрид сахарной свеклы, районированный в Казахстане.

Исследования по физиологии растений первоначально проводились по минеральному питанию в связи с необходимостью обоснования системы применения минеральных удобрений под основные сельскохозяйственные культуры.

При этом разработка биологических основ рационального использования минеральных удобрений проводилась на основе изучения онтогенетической изменчивости физиологических процессов и молекулярных механизмов трансмембранного переноса ионов.

Была установлена возрастная изменчивость отзывчивости риса на азотно-фосфорное удобрение, а также определен критический период в минеральном питании риса, его границы и продолжительность, что явилось научной основой дробного применения азотных удобрений под рис.

Изучением отношения риса к формам азота в онтогенезе показано, что эта культура лучше развивается при использовании аммонийного азота по сравнению с нитратным во всех фазах своего развития. Одной из причин этого является усиленное поглощение фосфора и интенсивное образование его легкоподвижных кислоторастворимых фракций, богатых макроэнергетическими связями у растений, выращенных на аммонийном азоте.

Было пересмотрено устоявшееся в практике рисосеяния соотношение азота

к фосфору со значительным сокращением доли фосфора, а следовательно, и экономией фосфорных удобрений, крайне необходимых под другие сельскохозяйственные культуры.

Изучены особенности минерального питания риса при карбонатном засолении и пути рационального применения удобрений на фоне мелиорирующего действия гипса и возделывания многолетних бобовых трав.

Результаты исследований по физиологии минерального питания риса изложены в 4 книгах, опубликованных под редакцией члена-корреспондента АН КазССР Л. Г. Добрунова.

Транспорт ионов является чрезвычайно важной стороной жизнедеятельности организма. Через ионный транспорт осуществляются процессы обмена веществ, энергии и информации. Поэтому главное для теории минерального питания растений — раскрыть молекулярные механизмы поглощения, распределения и первичной утилизации элементов питания. В этой связи проводится изучение состава и свойств поверхностных белков плазмалеммы корневых клеток, а также их возможное участие в трансмембранном переносе ионов.

С помощью метода осмотического шокирования выявлено модифицирующее влияние осмотика на мембраны, заключающееся в освобождении поверхностных белков, снижении поглотительной способности и увеличении фосфогидролазной активности. Предполагается, что освобожденные белки участвуют в связывании и транспорте ионов через мембраны. Экспериментальные данные свидетельствуют о стимуляции как фосфатазной, так и АТФазной активности под действием осмотика. В составе освобождаемых Лоури-положительных соединений из корней после осмотической обработки впервые обнаружен фактор АТФазной активности плазмалеммы.

Исследуются биохимические свойства фракции, обогащенной плазмалеммой, выделенной из корней проростков кукурузы, в связи с режимом минерального питания.

Проблема солеустойчивости растений в настоящее время считается одной из важнейших задач фундаментальной и прикладной науки во многих странах мира. В нашей стране над этой проблемой работает ряд научных центров, в том числе Институт ботаники АН КазССР. Казахстанские ученые свое основное внимание сосредоточили на изучении физиолого-биохимических механизмов регуляции азотного обмена при засолении в связи с солеустойчивостью растений. При разработке этой проблемы было подтверждено и расширено положение, что действие солей прежде всего связано с деструкцией клеточной мембраны в результате вытеснения ионов кальция и накопления ионов Na^+, Cl^-, SO_4^{2-}. Вследствие этого нарушается механизм активного транспорта через клеточную мембрану и происходит изменение ионного баланса. Предполагается, что прорыв мембраны может возникнуть в результате дезэнергизации за счет повышения активности АТФазы и истощения энергии АТФ. Проникшие в клетку соли ($NaCl$, Na_2SO_4) оказывают действие в первую очередь на активность и направленность деятельности ферментных систем первичной ассимиляции азота. У гликофитов (*Pisum sativum*) при этом происходит значительное ингибирование нитратредуктазной, глютаматдегидрогеназной и глютаминсинтетазной активности, а у эвгалофитов (*Salicornia herbacea*) — наоборот. Высокие ионные силы изменяют авторегуляцию фенольного обмена и образования различных классов пептидов, которые в свою очередь выступают регуляторами метаболизма азота.

Выяснены причины и важные механизмы повреждающего действия солей на белоксинтезирующий аппарат хлоропластов, а также структуру и функциональную активность ферментных систем, ответственных за восстановление нитратов, нитритов, аминирование и амидирование. Большой интерес для понимания механизмов солевого повреждения и изыскания способов защиты растений в условиях засоления представляют данные по закономерностям ки-

нетики ингибирования ферментов, что прямо указывает на важность конформационных перестроек в ферментных белках. Показано участие фенольных соединений в радикалообразовании, процессах ферментативного и неферментативного автоокисления, регуляции активности нитратредуктазы, глютаматдегидрогеназы. Существенным вкладом в проблему солеустойчивости являются данные об индуцировании засолением биологически активных пептидов и их регуляторном действии на ферментный блок, ответственный за ассимиляцию нитрата и аммония.

Эти исследования послужили основой для разработки предложений, направленных на решение задач, связанных с повышением солеустойчивости и продуктивности сельскохозяйственных культур: установление факта непрочной связи молибдена с кофактором и белком нитратредуктазы при засолении послужило основанием рекомендовать молибден в качестве подкормки в этих условиях (молибден резко стимулирует восстановление нитрата, синтез белка, ростовые процессы); степень стимуляции нитратредуктазной активности молибдатом может быть использована в качестве критерия в оценке солеустойчивости сорта; обработка семян растений никотиновой кислотой или добавление цинка совместно с аммиачным азотом в засоленный субстрат позволят поддерживать в растениях необходимый для функционирования глютаматдегидрогеназы уровень кофакторов, которые становятся дефицитными в условиях засоления.

Результаты этих работ, выполненных под руководством члена-корреспондента АН КазССР Л. К. Клышева, отражены более полно в публикациях, в том числе и монографии «Биохимические механизмы интоксикации растений при засолении среды» (1980).

Комплексными физиолого-биохимическими исследованиями фотосинтеза у видов, сортов, форм и гетерозисных гибридов пшеницы, контрастных по зерновой продуктивности, выявлены особенности структурной организации функциональной активности фотосинтетического аппарата и особенности морфофизиологических показателей фотосинтетической деятельности растений, связанные с высокой зерновой продуктивностью растений. Это позволило рекомендовать для применения ряд выявленных признаков на уровне фотосинтетического аппарата и растения в селекции для отбора высокопродуктивных форм пшеницы. Выполненные исследования вносят определенный вклад в развитие теоретических основ высокой продуктивности растений, физиологической природы гетерозиса у пшеницы и представляют интерес для целей практической селекции на продуктивность. В настоящее время по предложенным тестам совместно с селекционерами Казахского НИИ земледелия отбираются перспективные высокопродуктивные линии озимой пшеницы как исходный материал для создания сорта (В. П. Беденко, О. И. Сидоренко, Р. А. Уразалиев, Г. П. Ушарова, Р. М. Майчекина, В. Н. Соболев, К. Ш. Кошанова, Н. Ледяйкина).

Разрабатываемая в институте под руководством члена-корреспондента АН КазССР Ф. А. Полимбетовой теория устойчивости растений на основе изучения регуляторных механизмов, контролирующих адаптивные реакции, позволяет раскрыть реакции растений на экстремальные условия и выявить пути активного управления процессами роста и продуктивности растений. Эти исследования направлены на создание теоретической основы высокой продуктивности и устойчивости растений, оптимизации процессов роста и развития и моделирования наиболее перспективных для селекции генотипов (сортов) яровой и озимой пшеницы в условиях Казахстана. Был выполнен большой цикл работ, связанных с развитием зернового хозяйства в зоне освоения целинных и залежных земель на севере республики. Проведены исследования по выяснению влияния засушливого климата республики на засухо- и жароустойчивость видов и сортов яровой пшеницы, установлены важнейшие показатели водного режима и жароустойчивости, характер изменений окислительно-восстановительных и продукционных процессов, особенности фосфорного питания, действие стимуля-

торов и ингибиторов роста, передвижения веществ и участия отдельных органов в наливе зерна яровой пшеницы. Выявленные данные явились теоретической основой улучшения и выведения селекционерами экологических типов пшеницы для Казахстана. Получены экспериментальные данные по выявлению водного стресса на изозимный состав и активность ферментов, содержание фенольных соединений, а также на включение C^{14} в метаболические пути тканей листа и изолированных протопластов мезофилла листа пшеницы.

Проведены многолетние исследования действия цианпиридинов и продуктов их гидролиза на ростовые процессы и устойчивость пшеницы, сахарной свеклы и других растений. Даны рекомендации по предпосевной обработке семян сахарной свеклы никазаном с целью повышения сахаристости, которые внедрены в производство.

Впервые установлено влияние цианпиридинов на наследственные свойства пшеницы — получены новые формы, отличающиеся от исходных сортов высокой продуктивностью, стойкостью к экстремальным условиям среды. Эти формы испытаны на константность и переданы для использования в практической селекции и для пополнения генофонда пшеницы. Создана коллекция перспективных пшениц с различной ориентацией ассимиляционного аппарата, снижающей конкурентную способность внутри фитоценоза за воду и свет. Эти формы также применяются для создания интенсивных сортов, отвечающих современным требованиям технологии производства.

Изучены теоретические и прикладные аспекты совмещения признаков устойчивости и продуктивности пшеницы в экстремальных условиях. Показано, что морозоустойчивость озимой пшеницы обусловливается комплексом структурно-функциональных перестроек, происходящих на уровне целых органов, органелл и макромолекул. Установлено, что в создании морозостойкого состояния играет роль не только увеличение концентрации защитных соединений в пределах клетки, но и распределение их в морозочувствительных клеточных структурах. Обнаружена тесная связь метаболических изменений, наблюдаемых во время фаз закаливания, с изменением гормонального и энергетического балансов растений.

В результате совместных исследований с ВНИИ зернового хозяйства разработаны и приняты для использования методические рекомендации по селекции пшеницы в северном Казахстане.

Ботанический сектор Казахстанской базы АН КазССР, созданный в 1932 г., со временем разрастался и в 1945 г. был преобразован в Институт ботаники. Здесь наряду с ботаническими исследованиями развились работы и по биохимии и физиологии растений, микробиологии, со временем из состава института были выделены самостоятельные институты — Казахский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Институт микробиологии, Институт молекулярной биологии и биохимии, ботанические сады. Это свидетельствует об огромной роли Института ботаники в развитии не только ботаники, но и ряда отраслей биологической науки.

Перед ботаниками республики стоят огромные задачи. В свете новых требований пересмотрена структура Института ботаники, укрепляется связь ученых института с вузовской наукой, проектными и производственными организациями. Предстоит уточнение научных направлений ряда отделов и направлений в целях усиления как фундаментальности, так и практической значимости результатов научных исследований. Ботаники республики ведут в этом направлении определенную работу.

Академия наук КазССР,
отделение биологических наук,
Алма-Ата.

Получено 11 IV 1989.

УДК 582.28 : (207.3+207.4)
Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

М. А. Бондарцева

ЦАРСТВО ГРИБОВ И ЕГО ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

M. A. BONDARTSEVA. KINGDOM FUNGI AND ITS POSITION IN THE SYSTEM OF THE ORGANIC WORLD

Положение грибов в системе органического мира относится к числу кардинальных проблем биологии, поскольку непосредственно связано с общей концепцией путей макроэволюции и дивергенции макротаксонов.

Грибы до недавнего времени традиционно относили к растениям, хотя идеи о самостоятельности этой группы высказывались значительно ранее. G. Martin, Б. М. Козо-Полянский, А. Я. Вага высказывались в пользу независимости грибов, хотя в то время подобные взгляды, обоснованные некоторыми макро- и микроскопическими отличиями грибов от растений, могли быть оспорены. Позднее царство грибов выделяли в своих системах органического мира R. H. Whittaker (1959), L. Margulis (1971) и другие исследователи. В 1973 г. была опубликована 4-царственная система органического мира А. Л. Тахтаджяна. А. Е. Васильев в ряде работ уделил большое внимание обоснованию независимости грибов на основе ультраструктурных признаков. Многоцарственные системы были предложены P. E. Edwards, G. Leedale и др. Микологи в меньшей мере, чем эволюционисты, занимались проблемой происхождения грибов. В этом плане представляет интерес работа H. Kreisel, опубликованная в 1988 г., в которой обосновывается полифилетическое происхождение грибов по крайней мере с 5 независимыми отделами: *Eumycota*, *Chytridiomycota*, *Oomycota*, *Labyrinthulomycota* и *Myxomycota*. Для групп *Procaryota* и *Eucaryota* этот автор предложил термин «империя», соответствующий рангу надцарства. Палеонтологические данные о грибах скудны и не могут служить основой для выяснения вопроса об их происхождении и таксономическом расстоянии от других макротаксонов.

Вопрос о самостоятельности грибов имеет два аспекта. Во-первых, существует проблема происхождения грибов, отчленения от анцестральной группы, их эволюции как единого филума или нескольких параллельных ветвей, их связей с другими крупными группами органического мира. Вторая проблема таксономическая — считать ли грибы независимой таксономической единицей высшего ранга, или отдельные группы грибообразных организмов настолько дифференцированы, что их нельзя рассматривать в рамках одного царства. Очевидно, что решение второй проблемы вытекает из результатов анализа первой.

Современная наука располагает обширными данными о макро- и микроморфологии грибов, их жизненных циклах, приуроченности к субстратам и экологическим нишам, их географическому распространению. Полнота сведений для отдельных таксономических групп различна, но в целом объем имеющейся информации позволяет делать выводы эволюционного и таксономического характера. Накопленные к настоящему времени материалы по ультраструктуре и биохимическим особенностям исследованных видов грибов из различных таксономических групп обнаруживают в ряде случаев несовпадение полученных результатов с существующими в микологии эволюционными и таксономическими концепциями.

Подобные несовпадения определяются отсутствием корреляции между ультраструктурными и биохимическими характеристиками, с одной стороны, и макро- и микроморфологическими данными, на которых основана современная систематика, — с другой. В итоге имеет место пересмотр таксономических кон-

ценций, при котором морфологический критерий отступает на последний план, либо систематики до поры до времени отказываются учитывать вновь полученные данные. Мотивируется это тем, что исследования ультраструктуры и биохимических параметров проводятся, как правило, на отдельных объектах, а экстраполировать результаты на остальных представителей группы затруднительно как раз в силу отсутствия корреляции с морфологическими признаками. Поэтому очевидно, что использование дополнительных сведений о грибных организмах в систематике должно осуществляться дифференцированно, с учетом общей изученности группы, уровня коррелятивных связей. В вопросе о положении макротаксонов невозможно обойтись без применения некоторых философских и математических понятий при интерпретации полученных результатов.

При разработке вопроса о происхождении крупной группы особое значение приобретает выявление основных тенденций прогрессивной эволюции, а также ограничения эволюционных возможностей в рамках исследуемой группы. Здесь оказались полезными понятия «пространства логических возможностей» и несовместимости признаков с вытекающим из этих положений принципом запрещенных комбинаций. Г. А. Заварзин, впервые предложивший использовать этот подход, продемонстрировал «пространство логических возможностей» для крупных групп организмов по двум признакам — способу питания и типу организации (под последним понимается тканевое, одноклеточное эвкариотическое или прокариотическое строение). Полученные комбинации, за исключением двух запрещенных (голозойный тип питания и прокариотическое строение; осмотрофный тип питания и тканевое строение), в основных чертах соответствуют царствам и крупным группам органического мира: высшим растениям, животным, водорослям, грибам (эвкариотическое строение и осмотрофный тип питания), простейшим, цианобактериям и бактериям.

Ультраструктурные данные, представляющие наиболее общую картину сходства или различия крупных групп, в настоящее время достаточно значительны, чтобы судить об их распространении в различных макротаксонах. То же можно сказать о некоторых биохимических характеристиках. L. Margulis свела в таблицу сходство и различие крупных групп на основании ряда признаков. Согласно суммированным ею данным, признаки, объединяющие все группы органического мира, кроме монер, это — наличие микротрубочек 0.024 мкм (24 нм) в диам., мейоза и митохондрий. Признаки, свойственные грибам и отсутствующие у растений и животных, — это внутриядерное митотическое веретено, хитинсодержащие клеточные стенки, синцитии, стабильный дикариоз. Сходство грибов с растениями определяется наличием 4-споровых мейотических тетрад. С животными их сближает биосинтез лизина через α-аминоадипиновую кислоту (ААА). Таким образом, в пространстве логических возможностей по перечисленным признакам грибы имеют по одному специфическому признаку сходства с растениями и животными, причем путь биосинтеза лизина представляется биологически более важным критерием, чем наличие 4-споровых мейотических тетрад. Из этого следует, что по перечисленным особенностям нет оснований объединять грибы ни с растениями, ни с животными, хотя к последним они оказываются несколько ближе.

Из других, неультраструктурных признаков грибы с растениями объединяют такие черты сходства, как прикрепленное существование, отсутствие подвижных вегетативных стадий, плотная клеточная оболочка, отсутствие тенденции к олигомеризации органов (у растений она выражена слабо, у грибов — отсутствует). Отличает грибы от растений и животных гаплоидное или дикариотическое состояние, от животных — неограниченный рост, прикрепленное существование, исключительно осмотрофный (абсорбтивный) тип питания.

Эволюционные тенденции животных проявляются в организации многоклеточных форм, в том числе с увеличением размеров тела, однако с ограниченными пределами роста, генетически обусловленными в каждой группе; олиго-

меризации и специализации органов; функциональном разделении структур; ограничении регенерационных возможностей по мере совершенствования структур и возрастания их защищенности.

Эволюционные тенденции растений проявляются в совершенствовании вегетативного прикрепленного таллома; специализации органов; ограничении роста у высокоорганизованных представителей, имеющих ткани; совершенствовании фотосинтеза — основы фототрофного типа питания.

Эволюционные тенденции грибов (включая грибообразные организмы) проявляются в сохранении мицелиального строения (высшая форма организации таллома — мицелий с перфорированными септами); неограниченном росте таллома на протяжении всей жизни организма; ничтожно малой специализации вегетативной части; возможности регенерации вегетативного тела на протяжении всей жизни гриба; в преобладании гаплоидной фазы. В сущности применять понятие «особи» к грибам затруднительно. Плодовые тела грибов, по которым осуществляется их идентификация, не имеют аналогов в органическом мире.

Наряду с такой спецификой грибы имеют достаточно общих черт с другими группами организмов, особенно с прокариотами и простейшими животными, в меньшей степени — с низшими водорослями.

Так, быстрая смена поколений у грибов близка к таковой у бактерий, они могут осваивать любые органические субстраты и метаболировать многие соединения. Из сводки L. Margulis (1983) явствует, что у грибов, как и у бактерий, отсутствует кальциевая минерализация клеток, запасной продукт не крахмал, а гликоген, клеточная оболочка по химическому составу ближе к оболочке бактериальной клетки, чем у других эвкариотов. У грибов в отличие от других организмов (за исключением бурых и красных водорослей) в центре образовавшейся при цитокинезе септы обычно остается пора. Соответствующие септальные поры образуются и у цианобактерий, но там они, по свидетельству Т. В. Седовой, в конце концов закрываются. Имеется еще ряд ультраструктурных особенностей, показывающих, что грибная клетка по уровню организации стоит ниже клеток растений и животных и сохранила ряд признаков прокариотической клетки. T. Cavalier-Smith в 1981 г. предложил для грибной клетки название «мезокариотическая».

Поскольку ультраструктурные данные раскрывают основные механизмы функционирования клетки, биосинтеза, вероятно, они должны быть положены в основу суждения об эволюционной подвинутости группы, о преемственности внутриклеточных структур. В этом плане концепция происхождения грибов непосредственно от прокариот, по-видимому, является единственно приемлемой в настоящее время. Характерно, что сторонник происхождения грибов от красных водорослей V. Demoulin в последних работах пересмотрел свою концепцию и выдвинул ряд оговорок, которые сводятся в основном к тому, что необходимы дальнейшие исследования.

Что касается положения грибов в системе, т. е. таксономического выражения современных данных об их строении, взаимной субординации таксонов, то здесь едва ли можно ограничиться ультраструктурными данными, поскольку уклонение в одну группу признаков имеет опасность перейти на позиции «прямой филиации». Иными словами, как пишет L. Margulis в монографии 1983 г., разнокачественность по одному, даже очень важному признаку без учета других может привести к признанию прямолинейной монофилетической эволюции там, где имеются в разной степени подвинутые параллельные линии.

Здесь очень полезными оказываются понятия совместимости признаков и определение пространства логических возможностей для разных групп грибов.

Традиция требует, чтобы вместе с грибами рассматривались и грибообразные организмы — миксомицеты. Положение грибов (включая миксомицеты)

в системе органического мира по-разному оценивается специалистами, считающими невозможным принимать двухцарственную систему органического мира.

Миксомицеты (слизевики в широком смысле) неоднозначно трактуются различными учеными: в системе H. Curtis настоящие грибы объединены с растениями, а слизевики — с протистами. L. Margulis и R. H. Whittaker выделяют слизевики и часть грибных порядков в царство *Protoctista*. В многоцарственной системе G. Leedale они выделены в самостоятельные царства. P. E. Edwards описывает царства Fungi-1 с происхождением от *Chlorobionta* — эвгленовых и Fungi-2 с происхождением от *Ochrobionta* : *Chrysophyta* и *Cryptophyta*. Настоящие слизевики при этом сохраняют независимость и не входят ни в одно из этих царств. В 9-царственной системе T. Cavalier-Smith (1981) грибы выводятся из гипотетического прокариотического предка и в дальнейшем рассматриваются в составе 2 царств: *Eufungi* (зиго-, аско-, базидиомицеты, дейтеромицеты, лишайники, часть хитридиомицетов) и *Ciliofungi* (*Allomycota*, *Chytridiomycota*). *Ciliofungi* родственны настоящим грибам по отсутствию фагоцитоза, наличию хитина, строению митохондрий (пластинчатые кристы), но отличаются подвижностью клеток с одним задним жгутиком без мастигонем. Хитридиевые ближе к животным (которые, как и они, содержат хитин, а их сперматозоиды движутся с помощью одного заднего жгутика без мастигонем), чем к *Protozoa*, как полагают некоторые авторы. Оомицеты, гифохитридиевые и лабиринтуловые входят в состав царства *Chromophyta* в качестве подотдела *Phycomycota* отдела *Heteroconta*, а слизевики — в царство *Protozoa*.

В настоящее время в условиях все возрастающего информационного потока новые данные заставляют, иногда очень быстро, пересматривать сложившиеся концепции. Однако главная сложность проблемы заключается в том, что речь идет о филогенетических линиях, дивергировавших на очень ранних этапах эволюции органического мира, когда растений, животных, грибов в современном понимании еще не существовало, и эти отставшие в своем развитии, но выжившие и сохранившие в современном биологическом мире свою экологическую нишу эволюционные линии фактически совмещают в себе признаки разных царств и в связи с этим действительно с трудом поддаются классификации. Фактически эти небольшие группы, эволюировавшие до уровня неклеточного мицелия или аггрегации амеб, следует выделить в самостоятельные царства исходя из своеобразной комбинации их признаков и отсутствия точного соответствия какому-либо из крупных царств. С большей или меньшей мерой условности можно воссоединить их с одним из более крупных царств — грибов или животных (*Protista* в узком смысле). Согласно принципу пространства логических возможностей и запрещенных комбинаций при группировке несовместимых признаков организмы с фагоцитарным типом питания и отсутствием клеточной оболочки в активной фазе должны быть с большей долей вероятности отнесены к животным, чем к грибам. Это — слизевики в широком смысле, т. е. диктиостелиевые, акразиевые, лабиринтуловые, плазмодиофоровые и протостелидиевые миксогастриды. Наиболее же логично (на основании суммы современных знаний об этих группах) считать их, как и оомицеты, самостоятельными царствами.

Ультраструктурные данные J. C. G. Walker (1985) о последовательностях нуклеотидов в рРНК показывают, что оомицеты, простейшие, диктиостелиевые слизевики отличаются «подписями» рРНК нуклеотидов, что дает основание рассматривать их как отдельную линию в формальном филогенетическом анализе. Акразиевые и «настоящие» слизевики-миксогастриды далеки друг от друга. *Eumycetozoa*, акразиевые, плазмодиофоровые и лабиринтуловые имеют независимое происхождение, вероятнее всего, от жгутиковых простейших. Акразиевые скорее всего — дифилетическая группа.

Одно из важнейших качеств, различающих *Pantonemomycotina*, по терминологии L. S. Olive (или *Ciliofungi* в системе T. Cavalier-Smith), от *Eumycota*,

было открыто H. Vogel в 1964 г. Это — различные пути синтеза лизина у представителей названных групп: через α-аминоадипиновую кислоту у *Eumycota* (ААА-путь) и через диаминопимелиновую кислоту (ДАП-путь) у *Ciliofungi*. Эти группы различаются также по системе глютамин-дегидрогеназы и по цитохромам. Цитохром c_1, по-видимому, отсутствует у оомицетов, зеленых водорослей и высших растений, но имеется у *Eumycota* и слизевиков.

Таким образом, результаты изучения ультраструктуры показывают, что эти группы надо рассматривать не как родственные, а как параллельные линии, дивергировавшие на ранних этапах эволюции, когда предковые формы не имели характеристик ни одного из существующих ныне царств.

Среди настоящих грибов — *Eumycota* — в качестве отделов или классов рассматривают *Chytridiomycetes*, *Zygomycetes*, *Ascomycetes*, *Basidiomycetes*. Сюда же относится формальный класс *Deuteromycetes*.

Хитридиевые и зигомицеты принято рассматривать как низшие грибы. Они имеют одноклеточный или неклеточный вегетативный таллом, плодовые тела отсутствуют. Зигота, образующаяся в результате полового процесса, превращается в покоящуюся спору. Хитридиевые тесно связаны с водной средой и имеют подвижные жгутиконосные стадии, зигомицеты ведут в основном наземный образ жизни, бесполые стадии представлены неподвижными клетками. Вегетативный таллом хитридиевых представлен голой амебоидной клеткой, паразитирующей внутри клетки организма-хозяина и питающейся осмотрофно, или имеет форму ризомицелия (многоядерного таллома с безъядерными нитевидными ответвлениями). У зигомицетов многоядерный неклеточный мицелий хорошо развит, иногда имеется многоклеточный. Если у хитридиомицетов имеются холокарпические формы или хологамия, то у зигомицетов при большом разнообразии форм полового процесса грибная особь не прекращает существования при воспроизведении следующего поколения. Необходимость капельно-жидкой влаги при прорастании спор ограничивает распространение хитридиевых определенными экотопами. Зигомицеты несколько более совершенны, однако отсутствие плодовых тел, с чем связано ограничение числа зигот и необходимость более сложной индивидуальной защиты для каждой из них, также определяется как примитивная черта.

Так называемые высшие грибы имеют многоклеточный мицелий (гаплоидный у сумчатых и дикариотический у базидиальных грибов), а также плодовые тела, внутри которых создаются оптимальные условия для спорообразования и защиты созревающих спор. Эволюция плодового тела ведет не только к повышению защищенности спор, но и к увеличению их продуктивности. Среди этих групп много паразитических видов, особенно на растениях и животных. Максимальная приспособленность к разнообразным условиям существования и разным субстратам, большие адаптивные возможности, совершенство морфологической организации говорят в пользу того, что указанные группы обладают значительно большим адаптивным потенциалом, чем «низшие» грибы.

Однако данные по изучению ультраструктуры не соответствуют этим выводам. Эндомембранные структуры хитридиомицетов более совершенны, чем у других грибов. Такие сложные структуры, как аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум, едва ли могли подвергнуться регрессу наряду с морфофизиологическим прогрессом вегетативного таллома и системы воспроизведения, что мы имеем у других грибов. Таким образом, можно сделать один вывод: *Chytridiomycota* дивергировали от основного ствола *Eumycota* на очень раннем этапе эволюции и позднее развивались самостоятельно. Эту идею подтверждают качественные биохимические реакции, так же как присутствие или отсутствие «настоящих» перфорированных септ. Данные о составе клеточной стенки подтверждают родство *Chytridiomycota* и *Zygomycota*.

Данные изучения нуклеотидных последовательностей рРНК позволяют

предположить, что тафриновые представляют собой реликтовую группу примитивных аскомицетов и дали начало другим как аско-, так и базидиомицетам (последовательности нуклеотидов у тафриновых сходны с таковыми как сумчатых, так и базидиальных грибов).

По формальному филогенетическому анализу *Zygomycota* не отличаются от *Chytridiomycota*, однако их нуклеотидные «подписи» дают основание считать, что, возможно, это разные ветви, отделившиеся от общих предков очень давно. Кроме того, два порядка зигомицетов — *Kickxellales* и *Harpellales* — образуют регулярные перфорированные септы, т. е. если считать, что их предки могли иметь септы, то это — регрессивная линия. Во всяком случае, зигомицеты легко объединяются по типу полового процесса, однако по ряду ультраструктурных, физиологических, экологических и морфологических признаков значительно различаются.

Итак, грибообразные организмы, характеризующиеся ДАП-типом синтеза лизина, отсутствием настоящих клеточных стенок у вегетативных стадий, фагоцитарным или осмотрофным типом питания, отсутствием хитина в клеточных стенках, представляют группу коротких тупиковых ветвей эволюции, сохранившихся почти неизменными (по крайней мере в принципиальных структурах) с древнейших времен. Источником возникновения этих организмов могли быть первичные прокариоты. Традиционно принимавшаяся линия развития от хитридиевых к зигомицетам, затем к сумчатым и базидиальным была достаточно соблазнительной в своей морфологической логичности. При последовательном расположении крупных групп грибов прослеживалось совершенствование морфологических структур, усовершенствование полового процесса при одновременном упрощении его структур, завоевание грибами с более прогрессивной организацией новых субстратов и новых экологических ниш. Таким образом, ультраструктурные данные вступают в противоречие с этой простой логичной схемой. Крайний примитивизм организации таллома, узость распространения, примитивные черты репродуктивного аппарата хитридиевых образуют «запрещенную комбинацию» при наложении на эти характеристики данных ультраструктуры: более совершенный эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи не могли подвергнуться редукции в процессе эволюции, если считать хитридиевые и зигомицеты предками аско- и базидиомицетов. Остается предположить, что это различные эволюционные ветви.

Вопрос моно- или полифилии группы осложняется тем, что само это понятие толкуется неоднозначно. А. А. Любищев считал, что монофилия — это ситуация, когда все члены нового таксона обязаны своим происхождением одному члену старого таксона, приобретшего признаки нового. G. G. Simpson в 1961 г. высказал мысль, что монофилетическим можно считать таксон, происшедший из другого таксона такого же ранга, хотя бы он имел 2 или более ветви. В первом случае речь идет о дивергенции или прямой филетической эволюции, во втором — о процессе параллелирования (можно назвать это парафилетической эволюцией). Полифилия — происхождение от совершенно разных групп с последующим включением в один таксон на основе конвергентного сходства — противоречит, по мнению Ю. А. Урманцева, высказанному в 1972 г., постулатам таксономии. Анализ современных данных по ультраструктуре и некоторым биохимическим характеристикам показывает, что такие особенности, как ААА- или ДАП-путь синтеза лизина, а тем более в сочетании с некоторыми структурными характеристиками, не могли возникать в процессе эволюции многократно. В то же время морфологические признаки несут на себе печать влияния экологии, следовательно, могут носить конвергентный характер. Для гетеротрофов, каковыми являются грибы, конвергентными могут быть и некоторые метаболические процессы, связанные с освоением субстрата. Накопление множества данных с использованием разнообразных, в том числе ультраструктурных и биохимических методов, — единственный путь для исследова-

телей, желающих разобраться в сложном разнообразии жизни, особенно на этапе ранних шагов эволюции.

Анализ современных данных позволяет сделать следующие заключения. Две основные группы — *Eumycota* и группу грибообразных организмов, имеющих разный путь синтеза лизина, — можно считать ветвями, дивергенция которых произошла на столь раннем этапе, что их происхождение можно рассматривать как полифилетическое. *Eumycota*, несмотря на многие запутанные вопросы взаимоотношений отдельных групп и, по-видимому, большее число параллельных линий, чем это прослеживалось на уровне морфологического анализа, можно считать единой группой, дивергировавшей на ранних этапах эволюции от прокариот и имевшей протохитридиевого предка. Линии *Chytridiomycota—Zygomycota* и *Ascomycota—Basidiomycota* на современном уровне исследований нужно рассматривать как параллельные. Возможно, что *Chytridiomycota—Zygomycota* также представляют собой не единую ветвь, а две параллельные. Эволюцию в пределах *Eumycota* как единой группы можно оценивать как парафилетическую.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1989.

УДК (576.3+581.4+581.3+581.8) : 001

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

А. Е. Васильев

СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ СТРУКТУРНОЙ БОТАНИКИ (ЦИТОЛОГИИ, АНАТОМИИ, ЭМБРИОЛОГИИ, МОРФОЛОГИИ)

A. E. VASSILYEV. CONTEMPORARY STATUS AND VISTAS IN STRUCTURAL BOTANY (CYTOLOGY, ANATOMY, EMBRYOLOGY, MORPHOLOGY)

В настоящее время весьма остро стоит вопрос о необходимости выхода нашей страны на мировой уровень во всех областях науки. Для более объективной оценки состояния и перспектив развития структурной ботаники я провел небольшое наукометрическое исследование — проанализировал в количественном и качественном отношениях материалы недавнего XIV Международного ботанического конгресса (1987) и реферативного журнала «Биология» за последние 12 мес., а также (не столь подробно) реферативных журналов «Pascal folio» и «Biological abstracts». Часть количественных результатов этой работы представлена в таблице. На основании этого анализа приходится сделать вывод, что структурная ботаника — эктоморфология, анатомия, эмбриология, цитология (точнее, морфология клетки) семенных растений (а только о них в дальнейшем пойдет речь), как и вообще вся наша ботаническая наука, не относится сейчас к приоритетным областям в отличие, скажем, от молекулярной биологии, генетики, биохимии, биотехнологии. Бурного расцвета наша наука сейчас не переживает. Достаточно сравнить по толщине месячный выпуск нашего РЖ «Ботаника» с реферативным журналом «Физико-химическая биология и биотехнология», три месячных тома которого толще всей нашей «Ботаники» за год (а ведь РЖ отражает состояние мировой науки). Вот где видна экспансия биотехнологии! К этому надо еще добавить постоянное сокращение числа часов, отведенных для преподавания ботаники в вузах (несмотря на наши

протесты и аргументы), само состояние наших ботанических институтов, если они занимаются чисто ботаническими проблемами, и низкую популярность ботаники среди студентов. А сколько среди ботаников осталось академиков и членов-корреспондентов АН СССР?

Структурная ботаника в ряду других ботанических дисциплин по развитию исследований в настоящее время располагается сразу после систематики (включая географию растений и флористику). Если судить о ее состоянии по XIV Ботаническому конгрессу, то из 3800 сделанных на нем сообщений только 359 (< 10 %) (32 симпозиума и 7 постерных заседаний из соответственно 327 и

Число публикаций по реферативному журналу «Биология» за год (IX 1987—VIII 1988) и число сообщений на XIV Международном ботаническом конгрессе (VII 1987) по разделам структурной ботаники

Область структурной ботаники и направление исследований	Число публикаций по РЖБ		Число сообщений на XIV МБК
	в СССР	за рубежом	
Цитология			
1. Цитоскелет	0	29	26
2. Экспериментальная	3	15	2
3. Клеточная оболочка	1	13	15
4. Пластиды	4	12	3
5. Цитохимия ферментов	3	8	2
6. Плазмодесмы	0	2	8
7. Прочие	8	40	15
Итого	19	119	71
Анатомия			
1. Функциональная (ультраструктурная)	19	98	61
2. Сравнительная (эволюционная)	28	92	53
3. Онтогенетическая	8	50	42
4. Анатомия отдельных таксонов (световая)	4	48	3
5. Экологическая (светомикроскопическая)	17	20	4
6. Патологическая	2	23	12
7. Экспериментальная	1	22	15
Итого	79	353	190
Эмбриология			
1. Эмбриология отдельных таксонов	18	56	10
2. Функциональная (ультраструктурная)	9	29	22
3. Экспериментальная	3	28	10
4. Сравнительная (эволюционная)	4	7	8
Итого	34	120	50
Морфология			
1. Сравнительная (эволюционная)	15	27	30
2. Экологическая	18	13	7
3. Морфогенез	9	10	11
4. Прочие	9	14	0
Итого	51	64	48
Всего	183	665	359

127) были ей посвящены. Справедливости ради следует сказать, что по систематике и эволюции семенных растений сообщений было даже меньше — 82 (не считая макромолекулярной систематики), хотя симпозиумов несколько больше — 49 и 24 (объясняется это тем, что доклады по структурной ботанике были и на других секциях). Преобладали же на конгрессе другие области биологии — генетика, экология растений и т. д. Это отражает соотношение сил в современной науке, хотя и не может быть признано полностью справедливым. Ведь именно на клеточном и тканевом уровнях организации, изучаемых структурной ботаникой, складываются принципиальные, далеко еще не понятые свойства живых организмов, познание которых составляет основу биологии, является важнейшей предпосылкой для управления развитием растений.

И все же определенные достижения и даже открытия в структурной ботанике за последние годы были и в будущем предвидятся. Причем наиболее впечатляющие — в цитологии (морфологии клетки), в меньшей степени — в функциональной (ультраструктурной) анатомии и эмбриологии.

Так, из открытий в области цитологии следует назвать обоснование представления о полуавтономности не только пластид и митохондрий, но и пероксисом, которое ставит вопрос о симбиотическом их происхождении подобно пластидам и митохондриям.

Установлено, что пути межклеточных коммуникаций растений — плазмодесмы, которые, как всегда считалось, представляют собой мостики цитоплазмы между двумя сестринскими клетками, оставшиеся в разделившей их перегородке при цитокинезе, могут возникать и между несестринскими клетками и даже между клетками разных видов и родов растений — при прививках, у химер, в зоне контакта клеток паразита и растения-хозяина (вторичные плазмодесмы). И теперь встает вопрос: как может цитоплазма каждой смежной клетки «пробуравить» в довольно толстой прочной оболочке навстречу друг другу тончайшие отверстия с идеальным совпадением в центре, каким инструментом при этом пользуется? А ведь в клетке насчитываются тысячи плазмодесм. На месте вторичных плазмодесм в гаусториях растений-паразитов могут возникать и вторичные ситовидные пластинки. Получены данные, что диаметр плазмодесм на входе может обратимо меняться и этим регулируется скорость тока веществ между клетками. Удалось точно определить максимальный диаметр молекул, которые могут переходить по плазмодесмам из клетки в клетку. Складывается представление, что в функциональном отношении плазмодесмы аналогичны так называемым щелевидным контактам плазмалемм соседних клеток животных, у которых плазмодесмы отсутствуют.

Большими достижениями отмечены последние исследования клеточной оболочки, проводимые с помощью целого комплекса современных методов. Сформулировано представление о геликоидной текстуре целлюлозных микрофибрилл в оболочке, согласно которому фибриллы откладываются по спирали в виде многочисленных очень узких слоев, причем в смежных слоях происходит изменение спирали на небольшой угол, в результате во всей оболочке слои как бы вращаются. Как такие многослойные оболочки могут расти растяжением, до конца неясно.

На плазмалемме открыты особые мультиферментные целлюлозосинтезирующие комплексы в виде розеток, которые, как предполагают, плывут в плоскости мембраны и после себя оставляют готовые микрофибриллы, т. е. осуществляют синтез целлюлозы, кристаллизацию и ориентацию фибрилл.

Изучение клеточной оболочки продолжает оставаться чрезвычайно актуальным (см. таблицу). Прежде всего это выяснение механизма образования микрофибрилл целлюлозы, который еще не удается воспроизвести искусственно, и мы вынуждены довольствоваться синтетическими волокнами. Познание этого процесса является предпосылкой для искусственного синтеза целлюлозы.

Следует отметить, что в последние годы интерес к изучению морфологии

клетки заметно упал, поскольку все клеточные компоненты, кроме, быть может, цитозоля (гиалоплазмы), были уже описаны. В цитологии в настоящее время преобладают молекулярная биология клетки, клеточная физиология и биохимическая цитология. Тем не менее морфология клетки (по числу сообщений на конгрессе) находится на 2-м месте после анатомии (см. таблицу), и наиболее важные открытия в структурной ботанике и в дальнейшем, вероятно, следует ожидать именно в этой области.

Горячей точкой в морфологии клетки несомненно является сейчас исследование цитоскелета — ее опорно-двигательного аппарата, о существовании которого еще 10 лет назад знали очень мало и который в настоящее время изучается с помощью комплекса методов. О перспективности этого направления свидетельствует наибольшая (1/3) доля посвященных ему публикаций по цитологии растений (см. таблицу). Уже сейчас выявлена огромная роль компонентов цитоскелета (микротрубочек, микрофиламентов, микротрабекул) в ряде жизненно важных процессов — движении цитоплазмы (они генерируют его) и независимом движении отдельных органелл, определении формы клетки, ориентации целлюлозосинтезирующих комплексов и через их посредство — образуемых ими микрофибрилл целлюлозы, в движении хромосом во время деления ядра. Характерно название одного из докладов на конгрессе — «От микротрубочек и целлюлозных микрофибрилл — к листу и филлотаксису», в котором делается мостик от цитоскелета к морфогенезу растений (цитоскелет в конечном итоге определяет морфогенез). Вполне возможно, что не все важные структурные компоненты цитозоля уже открыты. Это было подчеркнуто на пленарном заседании конгресса в лекции по структурной ботанике, которая, к сожалению, была всего одна.

Другое важное направление исследований в цитологии растений — объемная реконструкция органелл, в особенности аппарата Гольджи и эндоплазматического ретикулума по серийным ультратонким и полутонким срезам с помощью компьютера. Это необходимо для познания взаимодействия органелл в ряде процессов жизнедеятельности клетки, в частности при секреции. Весьма перспективна также разработка методов электронно-микроскопической цитохимии (в том числе иммуноцитохимии) ферментов, в этом цитологи растений особенно отстают от цитологов животных.

Что касается таких специфических органелл растительной клетки, как пластиды, в особенности хлоропласты, то со стороны морфологии они изучены весьма детально и работ здесь становится меньше (см. таблицу); открытия здесь вряд ли можно ожидать. Едва ли оправдано угасание интереса к вакуолям и органеллам самопереваривания цитоплазмы — лизосомам — после волны работ в этом направлении. Неясными продолжают оставаться такие важные вопросы, как происхождение вакуолей, их рост, связь с лизосомной системой. Весьма вероятно, что подобно митохондриям, пластидам и пероксисомам вакуоли самовоспроизводятся. В настоящее время данные цитологии широко используются в разработке проблем происхождения эвкариотической клетки, происхождения растений, и получение новых данных по вакуолям могло бы внести свой вклад в решение этих вопросов.

В анатомии, занимающей центральное место в современной структурной ботанике по числу публикаций (см. таблицу), из 7 ее разделов интенсивнее всего развивается (недавно вышла на первое место — судя по конгрессу) функциональная анатомия, в основе которой лежит метод просвечивающей электронной микроскопии ультратонких срезов в сочетании с цитохимией (в том числе с наиболее современным методом — иммуноцитохимией), авторадиографией, морфометрией клеточных компонентов. В число работ по функциональной анатомии включены и выполненные на ультраструктурном уровне исследования влияния на ткани растений окружающей среды, экспериментальных воздействий, изменения ультраструктуры клеток тканей в ходе развития.

Включение в характеристику тканей растений данных об их ультраструктуре означало огромный скачок вперед, так как позволило значительно более обоснованно судить об их функционировании, о пространственной локализации клеточных процессов, лежащих в основе жизнедеятельности растения. В результате удалось показать, что клетки каждой ткани растения имеют специфическую ультраструктуру, что выражается в различном количественном соотношении и различных вариантах строения клеточных компонентов, что и обусловливает их функциональную специфику. Удалось также решить ряд важных проблем межклеточного обмена в листе и корне.

Конечная цель исследований в области функциональной анатомии — привязать каждый процесс, каждую реакцию, происходящие в растении, к определенным его органам, тканям, клеткам и субклеточным компонентам в постоянно меняющихся условиях среды, т. е. дать полную картину пространственного распределения метаболизма в растении. В этом веке достичь данной цели вряд ли удастся.

К числу последних достижений функциональной анатомии можно отнести открытие механизма формирования кристаллов оксалата кальция, одного из наиболее специфичных и широко распространенных компонентов растительных клеток. Оказалось, что кристаллы начинают формироваться внутри вакуолей в особых камерах, ограниченных мембраной. Камера кристаллизации растет, а с нею растет и кристалл. Камера определяет размер и форму кристалла, будет ли он друзой или рафидой. Выяснилось также, что слизь, часто откладываемая в вакуолях между камерами кристаллизации, образуется совершенно не тем путем, чем внеклеточная слизь у растений и животных, а, по-видимому, тем, который характерен для клеток грибов. Возникает вопрос, как такой механизм сформировался в эволюции?

С помощью комплекса методов пришлось пересмотреть механизм устьичных движений. Впечатляющие успехи достигнуты в изучении функциональной морфологии секреторных тканей. Удалось разработать представление о локализации синтеза в клетке, приуроченности к тому или иному клеточному компоненту синтеза определенного секрета — эфирных масел и смол, белков, слизей, о путях внутриклеточного транспорта выделяемых веществ (в том числе солей, нектара и др.). Огромную роль функциональная анатомия сыграла и продолжает играть в разработке теории транспорта ассимилятов по флоэме, а также поглощения и транспорта ионов по тканям корня. Последние успехи в изучении структуры тканей корня вновь подводят к пересмотру принципиальной схемы транспорта веществ в корне, создававшейся на протяжении нескольких десятилетий на основе многочисленных экспериментальных исследований.

Открыт принципиально новый тип клеток — передаточные, играющие огромную роль в секреции и поглощении веществ, — функциональный аналог эпителиальных клеток ряда органов животных.

В настоящее время по относительному числу публикаций (см. таблицу) из всех направлений исследований в функциональной анатомии резко преобладает изучение секреторных тканей. Здесь, по-видимому, предстоят крупные открытия, касающиеся механизмов секреции чрезвычайно важных веществ — белков, терпенов (в том числе каучука), слизей, нектара. Решение этих проблем, а также и ряда других, например проблемы генезиса компонентов кутикулы и эпикутикулярного воска, еще совершенно не изученной, роли клеток-спутников во флоэмном транспорте и околососудистых клеток в передвижении веществ по ксилеме и т. п., должны приблизить внедрение в практику исследований электронно-микроскопической авторадиографии низкомолекулярных соединений и новых методов цитохимии, применение специфических ингибиторов, новых методов подготовки препаратов, в частности микроволновой фиксации тканей.

Весьма перспективны также комплексные ультраструктурные исследования

клеток элементов генеративной сферы — стерильных элементов пыльника, завязи, рыльца, столбика в развитии. Эти исследования сейчас по числу публикаций в функциональной анатомии занимают второе место. По-прежнему популярны исследования ультраструктуры клеток мезофилла — в связи с типом ассимиляции CO_2, анатомическим строением листа и др.

Функциональная анатомия стала сейчас основой и других традиционных направлений анатомических исследований — экологической и патологической анатомии, и работы, выполненные только со световым микроскопом, в этих направлениях сейчас относительно редки (см. таблицу). Перспективным же здесь следует считать разработку структурно-функциональной характеристики растений близких таксонов, но произрастающих в разных географо-экологических зонах; выявление общих адаптивных структурных признаков у растений, удаленных друг от друга в систематическом отношении, но произрастающих в сходных условиях; электронно-микроскопический анализ однотипных структур у растений, относящихся к разным жизненным формам. Эти исследования вносят и будут вносить существенный вклад в решение чрезвычайно важной проблемы познания структурной адаптации растений к условиям среды. Здесь особенно ценен количественно-морфологический подход — сравнительный анализ относительного содержания клеточных компонентов.

В отличие от функциональной анатомии, которая развивается вглубь, сравнительная (или эволюционная, или систематическая) анатомия, по числу публикаций (см. таблицу) почти столь же популярная сейчас, как и функциональная, развивается прежде всего вширь, экстенсивно, и это позволяет ей сейчас «выжить» в конкуренции, если так можно сказать, с функциональной анатомией. Большой стимул для развития этого направления анатомических исследований создает все возрастающий интерес к нему со стороны систематиков и эволюционистов. Характерно, что ряд работ по сравнительной анатомии (а именно те, в которых делаются вполне конкретные таксономические построения) реферируются по разделу систематики и докладываются на систематических симпозиумах. Наиболее перспективными в области сравнительной анатомии следует считать монографические обработки крупных таксонов с десятками и сотнями видов, выявление новых признаков, специфических для таксонов разного ранга — от семейства до вида и ниже. На первом месте при поиске признаков, имеющих систематическое значение, сейчас находится эпидерма (поверхность растения), прежде всего устьица и трихомы, а также кутикула и воск, информативность которых значительно повысилась благодаря применению сканирующей электронной микроскопии. Второе место в сравнительной анатомии занимает анатомия древесины, в которую внедряются компьютеры для идентификации видов и хранения информации. К сожалению, работы по этому разделу анатомии развиваются у нас менее интенсивно, чем ранее. Значительно расширился объем исследований по сравнительной анатомии репродуктивных органов, в особенности плодов и семян. Данное направление может приобрести доминирующее значение в систематической анатомии, поскольку структурные признаки этих органов значительно более стабильны, меньше варьируют в зависимости от внешних условий, чем признаки вегетативных органов. Особенно важными представляются исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа, которые могут выкристаллизоваться в направление, равное по своему значению палинологии (кстати, она в таблицу не попала, хотя интерес к ней также непрерывно растет). Эти исследования вносят и будут вносить вклад не только в систематику, но и в саму анатомию, содействуя познанию эволюционных преобразований анатомических признаков. Следует отметить, что работы по нодальной и черешковой анатомии сейчас отошли на задний план.

До сих пор речь шла о признаках, выявляемых с помощью светового и сканирующего электронных микроскопов. Нельзя не отметить здесь и важного значения как признака ранга семейства ультраструктуры лейкопластов сито-

видных элементов и своеобразных расширений цистерн гранулярного эндоплазматического ретикулума, выявляемых с помощью просвечивающего электронного микроскопа. Однако период повышенного интереса к таким работам, видимо, уже прошел.

В области онтогенетической анатомии, изучающей закономерности структурных преобразований в процессе роста органов и тканей, успехи более скромны. К их числу можно отнести получение новых данных, заставляющих совершенно по-иному представить себе закономерности роста листовой пластинки. Опережающими темпами здесь проводятся исследования генеративной сферы (цветка, плода, семени), в особенности развития проводящей системы в них. Однако, несмотря на довольно значительный удельный вес исследований в этой области (см. таблицу), важных открытий и обобщений при использовании одного только светового микроскопа ожидать здесь в ближайшие годы, с моей точки зрения, трудно. В области экспериментальной анатомии одно из основных мест принадлежит изучению гисто- и органогенеза in vitro. Насколько продуктивными окажутся результаты этих работ для развития анатомии пока сказать трудно.

Что касается получения анатомических и гистологических, а также эмбриологических характеристик отдельных таксонов, т. е. частной анатомии, частной эмбриологии, то это направление мне кажется наименее перспективным, и такие работы следует проводить только в том случае, если решается какая-то конкретная проблема (например, почему данный вид не дает семян в таких-то условиях), а не потому, что такой-то таксон слабо или совсем не изучен. Это видно и из наукометрических данных — на конгрессе удельный вес этих работ как в эмбриологии, так и в анатомии был небольшим (см. таблицу). Я не хочу сказать, что работы по анатомии и эмбриологии отдельных небольших таксонов не имеют права на существование, однако не они определяют лицо современной науки и не им принадлежит будущее.

В эмбриологии растений, которую, с моей точки зрения, следует рассматривать как один из разделов онтогенетической анатомии, занимающийся изучением споро- и гаметогенеза, оплодотворения и начальных стадий развития зародыша, наиболее эффективными оказались ультраструктурные исследования, благодаря которым в основном в сочетании с физиологическими методами и стал возможным прогресс в этой области структурной ботаники. На конгрессе почти половина докладов принадлежала таким исследованиям. Из последних достижений в этой области следует отметить выявление с помощью компьютерного анализа электронно-микроскопических снимков серийных ультратонких срезов трехмерной структуры спермиев покрытосеменных. Эти работы показали, что спермии уже в пыльцевом зерне диморфны. Вероятно, каждый из них «знает», в какую из женских гамет пойдет его ядро — в яйцеклетку или центральную клетку — при двойном оплодотворении. Большой теоретический и практический интерес представляет разработка структурных основ узнавания пыльцой рыльца при опылении, взаимодействия клеток пыльцы с рыльцем и столбиком при прорастании пыльцы и росте пыльцевой трубки. Из открытий функциональной эмбриологии нельзя не упомянуть установление механизма патроклинного цитоплазматического наследования у ряда голосеменных, обусловленного тем, что в отличие от большинства покрытосеменных в яйцеклетку входит и цитоплазма спермия. Она затем (после оплодотворения) замещает цитоплазму яйцеклетки, которая подвергается автолизу. В настоящее время с помощью компьютерного анализа снимков серийных ультратонких срезов удалось подсчитать число органелл в яйцеклетке и центральной клетке зародышевого мешка, а также в спермиях *Plumbago zeylanica*: в яйцеклетке митохондрий оказалось около 40 тыс., пластид — 730; в центральной клетке органелл было еще больше — митохондрий около 180 тыс., пластид — 1840. Вот какой огромный энергетический потенциал сосредоточен в женских гаметах — гетеротроф-

ных клетках! В спермиях, очень бедных цитоплазмой, митохондрий оказалось в тысячу раз, а пластид — в 54 раза меньше, чем в яйцеклетке. Было установлено, что у *Plumbago zeylanica* в яйцеклетку (а также в центральную клетку) при оплодотворении входит цитоплазма спермия, что необычно для покрытосеменных растений. Встает вопрос, какое влияние на цитоплазматическую наследственность нового растения может оказать такая малая доля внеядерного генетического материала мужских гамет?

Следует отметить, что при интенсивном развитии исследований ультраструктуры растительных тканей именно пыльца, пыльцевые трубки, зародышевый мешок и взаимодействие гамет все еще остаются областью, в которой очень много нерешенных проблем, требующих применения метода электронной микроскопии. Наибольший интерес здесь имеет и будет иметь изучение функций клеток зародышевого мешка, процесса оплодотворения, механизма отложения веществ оболочки микроспор, в том числе выяснение вопросов о том, какие органеллы и каким образом определяют сложный таксоноспецифический узор поверхности спор, используемый в палинологии, какова в этом процессе роль тапетума и телец Убиша (орбикул) — все еще загадочных образований, роль каллозной оболочки, окутывающей на время микроспоры и потом исчезающей (возможно, это один из факторов мужской стерильности). Другие нерешенные проблемы — клеткообразование в зародышевом мешке и эндосперме, пути поступления веществ в зародышевый мешок и зародыш. Предстоит получить ответ на вопрос о причинах, функциональном смысле обнаруженного в последние годы широкого варьирования ультраструктуры клеток зародышевого мешка и микроспор у разных покрытосеменных, чего не наблюдается у всех животных.

Видимо, скоро наши представления об этих основополагающих процессах и явлениях будут существенно расширены, углублены и в каких-то аспектах пересмотрены.

Экспериментальная эмбриология занимается сейчас в основном изучением соматического эмбриогенеза в культуре in vitro. Следует отметить, что эти работы часто проводятся не эмбриологами и их результаты публикуются не в ботанических журналах. В них закономерности соматического эмбриогенеза как такового обычно не рассматриваются. Какой вклад эти исследования могут внести в познание нормального эмбриогенеза, пока не совсем ясно. Установлено, что в отличие от полового соматический зародыш (называемый иногда по-русски не совсем удачно — эмбриоидом) может возникать из нескольких клеток, которые вначале делятся не столь правильно, но в итоге дают сходную с половым зародышем зрелую структуру. Очень перспективной областью экспериментальной эмбриологии является изучение закономерностей роста пыльцевых трубок in vitro; здесь много нерешенных аспектов, включая взаимодействие спермиев с вегетативной клеткой, механизм их перемещения. Сейчас научились изолировать интактные спермии — естественные голые протопласты — из пыльцевых зерен и культивировать их in vitro. Встает вопрос о возможности их слияния с искусственно полученными протопластами (т. е. о получении гаметосоматических гибридов), с элементами изолированных зародышевых мешков (т. е. о возможности оплодотворения in vitro). Если слияние удастся, то, возможно, мы получим ответ на вопрос, почему in vivo при двойном оплодотворении в яйцеклетку и центральную клетку у покрытосеменных обычно входят одни голые ядра спермиев, а также — верно ли предположение о наличии особых рецепторов на поверхности плазмалеммы гамет, позволяющих им узнавать друг друга. У животных уже удалось осуществить оплодотворение изолированных яйцеклеток изолированными сперматозоидами in vitro. Оказалось, что процесс происходит идентично и по времени, и по структурным преобразованиям с тем, который наблюдается in vivo. Как обстоит дело у растений?

Сравнительная эмбриология еще недавно не была столь популярной, как сравнительная анатомия цветка и вегетативных органов (вероятно, из-за широкого варьирования признаков). И сейчас исследования в этой области все еще немногочисленны (см. таблицу). Тем не менее последние работы показывают перспективность этого направления, поскольку удается все же выявить признаки, имеющие таксономическое и филогенетическое значение — особенности микро- и мегаспорогенеза, структуры тапетума и др. Импульс данному направлению, видимо, придаст XIV Международный ботанический конгресс, на котором были сделаны интересные доклады в этом плане, и оно несомненно будет развиваться опережающими темпами.

Собственно морфология (эктоморфология) растений сейчас отошла на второй план и здесь, по-видимому, трудно ожидать в ближайшее время крупных открытий и обобщений. Почти нет работ по тератологии и метаморфозу, которые когда-то были многочисленными. Более популярно изучение соцветий. Новым направлением в изучении морфогенеза является разработка концепции архитектурных моделей, основанной на представлении о модульной конструкции растения. Наверное, нельзя сказать, что морфология себя изжила, что это законченная наука, но и нельзя избавиться от впечатления, что она в настоящее время переживает полосу застоя. Правда, сейчас, судя по последним публикациям, у нас появились молодые способные теоретики-морфологи. Может быть, они смогут оживить эту древнюю науку. Хотелось бы надеяться, что в ней угроза потери знания, о которой говорил в своем докладе В. Н. Тихомиров, не возникнет.

Заканчивая обсуждение состояния и перспектив развития структурной ботаники вообще, я хочу подчеркнуть, что открытий и ощутимых результатов в этой области следует ожидать главным образом только там, где используется мультидисциплинарный подход, комплексирование с физиологами, биохимиками, систематиками, применение комплексных методов исследования — электронно-микроскопических, цито-, гисто- и биохимических, авторадиографии, морфометрии, эксперимента.

В связи с приведенными в таблице сведениями о доле советских публикаций возникает вопрос, оказывают ли советские морфологи, анатомы, эмбриологи, цитологи растений влияние на развитие структурной ботаники в мире? Ведь доля публикаций советских ученых в общем числе публикаций довольно велика (около 30 %, исключая цитологию) и армия специалистов большая: во Всесоюзной конференции анатомов участвовало свыше 200 человек. Увы, положительного ответа на поставленный вопрос дать нельзя, как нельзя его дать и в отношении всей советской ботаники. Много ли советских авторов цитируется в международных ботанических журналах? Ничтожно мало. Лишь наш уважаемый президент оказывает существенное влияние на развитие мировой науки, да, может быть, еще единицы ученых.

В чем же причины такого печального положения? Прежде всего в том, что у нас практически отсутствуют современные работы по цитологии растений, а это сейчас самое перспективное направление, как я уже говорил. Цитоскелет, клеточная оболочка не изучаются, новые методы не разрабатываются. Лицам, принимающим решения, следует подумать, как исправлять такое положение. В остальном нашу науку в мире просто не знают, многие думают, что ее нет. Когда готовится крупный коллективный труд, мы в нем, как правило, не участвуем, нас обычно не приглашают. В 1984 г. вышла капитальная (800 страниц!) коллективная сводка «Эмбриология покрытосеменных», в которой подводятся итоги развития современной науки. Среди 13 авторов сводки есть ученые из Англии, США, Голландии, Индии, Австралии, других стран и ни одного советского эмбриолога. То же мы можем сказать о многотомных сводках по анатомии, выходящих под редакцией Меткафа и Чока. Вышли 50 томов международных обзоров «Прогресс ботаники», но кто из советских ученых был в них автором?

Много ли советских ботаников цитируется за границей? Только единицы входят в состав редколлегий международных журналов, да и то номинально, никакого влияния на их работу не оказывая. Ведь для советских ученых это оскорбительно, что у нас не издается ни одного международного научного журнала по ботанике. А ведь армия советских ботаников едва ли не самая крупная — более 7500 членов Всесоюзного ботанического общества.

Мы печатаем свои труды только на русском языке или даже на языках союзных республик, в то время как большинство не англоязычных ученых, включая немцев и французов, не говоря уже о скандинавах и итальянцах, публикуются только на английском, а на родном языке печатаются как исключение (даже китайцы и те переходят на английский).

В международных журналах статьи советских анатомов и эмбриологов (и вообще ботаников) практически отсутствуют. Покойный С. Мейен несколько лет назад изложил (на английском, конечно) свои взгляды на происхождение голо- и покрытосеменных в американском и английском журналах, так горячее их обсуждение продолжается и сейчас. А я в 1985 г. опубликовал в нашем Ботаническом журнале статью о происхождении эвкариотической клетки, о положении и роли грибов в эволюции, в которой привел ряд доводов (мне кажется, убедительных), что грибы являются промежуточным звеном между прокариотами и эвкариотами, так никто на нее и не откликнулся, даже не прислал запроса на оттиск. Мы хлопотали о переводе всего Ботанического журнала на английский, как переводятся некоторые советские научные журналы, но ничего из этого не вышло — Москва наши ходатайства оставила без ответа.

Сейчас популярны комплексные международные программы по ботанике, но кто из советских ученых в них участвует? На XIII Ботаническом конгрессе в Австралии присутствовало 5 советских ботаников, на XIV — в Западном Берлине — 21 из 4300 участников (растворились без остатка!), тогда как американцев насчитывалось почти 800; даже китайцев было вдвое больше, чем наших.

Таким образом, мы оказались в изоляции от остального научного мира. Такая огромная страна, столько ботаников!

Но даже если бы нас в мире и знали, то достойного места в мировой науке мы все равно бы не заняли. Подавляющее большинство открытий, о которых я говорил, сделали не мы. Мы отстаем и фактически. Тематика исследований часто неперспективная: в эмбриологии преобладают светооптические исследования отдельных таксонов, ультраструктурные исследования развиваются недостаточно интенсивно, в сравнительной анатомии обычно решаются частные вопросы, изучается небольшое число видов, монографические обработки отсутствуют; неоправданно высок удельный вес малоактуальных эктоморфологических работ (см. таблицу). Как я уже говорил, почти полностью отсутствуют цитологические исследования. Уровень многих работ недостаточен, отстает от мирового.

Не только нас не знают в мировой науке, но и мы ее не знаем. Полный набор иностранных научных журналов по ботанике отсутствует даже в Москве, не говоря уже об остальных городах, причем число выписываемых журналов не увеличивается, как в мире, а сокращается, говорят, нет валюты. Недавно в «Литературной газете» читатель, кажется, из Архангельска, возмущался, почему в беднейшей Гане валюту на выписку английской «Дейли телеграф» достают, а для его родного города ее для этого не хватает. Обычное явление — незнание нашими ботаниками английского (не говоря уже о французском и немецком). Вот и получаем информацию о мировой науке часто только из рефератов РЖБ, а они порой неудовлетворительны. Лишь немногие книги по ботанике, выходящие за рубежом, выписываются нашими библиотеками.

Другая причина низкого уровня наших работ — отсутствие современного оборудования и реактивов. На иностранные, говорят, нет валюты, а свои не производим или производим не того качества. Сейчас в мировой микроскопии

происходят революционизирующие преобразования в связи с изобретением и разработкой принципиально новых типов микроскопов. А где наши разработчики? Что они могут предложить нам? У нас обычных-то микроскопов не хватает.

Очень трудно организовать комплексные работы с участием специалистов из разных областей ботаники.

Вот и получается, что мы просто вынуждены писать многотомные сводки (например, по эмбриологии, анатомии, органографии) или брать неактуальную, с ботанической точки зрения, тематику, проводить ее на низком методическом уровне или, наконец, заниматься вопросами, имеющими к проблемам ботаники весьма отдаленное отношение.

Как выйти из создавшегося положения? Как поднять престиж нашей науки, выйти из изоляции? Быстрого успеха, очевидно, не достигнуть. И начинать, вероятно, надо с молодежи. Китайцы это поняли. В одном из репортажей из Америки сообщалось, что тамошние университеты буквально наводнены китайцами. Молодых китайских ученых посылают и на международные конференции, симпозиумы, стажировку — набираться ума. Английский надо осваивать в вузе. И нам надо ставить вопрос перед президиумом АН СССР (и выше) о пересмотре стратегии подготовки кадров. Вот когда у нас будет достаточный контингент молодых ученых, подготовленных на мировом уровне, — они смогут оказывать влияние на формирование направлений, на научную политику. Поощрять материально (в виде добавки к окладу) за знание английского, за сотрудничество с иностранными коллегами. При оценке актуальности, важности тематики исследований учитывать публикации в зарубежных изданиях, цитирование работ по ней иностранными авторами. Подготовить специалистов и наладить централизованный перевод научных трудов на английский язык. Ведь читать и даже говорить по-английски еще не означает умения безукоризненно писать на этом языке научные труды, как это требуется в большинстве международных научных изданий.

Может быть, следует реорганизовать некоторые лаборатории таким образом, чтобы в них были разные специалисты, что позволило бы проводить комплексные исследования. Усилить приток талантливой молодежи в вузы, для чего поднять престиж нашей науки (пересмотреть вузовские программы — они популярности не способствуют), часть вопросов перенести в школу.

Хотя достижение уровня мировой науки — задача отдаленного будущего, решать ее надо начинать без промедления, иначе зачем работать вхолостую?

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1989.

УДК 581.55

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

В. И. Василевич

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РАСТИТЕЛЬНОМ СООБЩЕСТВЕ

V. I. VASILEVICH. CONTEMPORARY CONCEPTS OF PLANT COMMUNITY

В растительном покрове существуют два разных типа систем: ценоячейки, представляющие собой функционально связанные совокупности взаимодействующих растений, и фитоценозы — пространственно выраженные отдельности, имеющие определенные границы, размеры которых определяются глав-

ным образом условиями среды. При непрерывном изменении среды в пространстве возникают клинальные фитоценозы. Большое варьирование внутри фитоценозов определяется многими факторами, из которых существенную роль играет фитоценотическая замещаемость видов растений.

Фитоценология как отдельная область биологии сформировалась в 20-е годы XX века, значительно позднее многих других ее разделов. Это во многом определило характер развития фитоценологии и оказало большое влияние на взгляды и концепции геоботаников. Долгое время биология развивалась как организмоцентрическая наука (Хайлов, 1963). Организм был центральным объектом биологии, при изучении которого были установлены важнейшие биологические закономерности. Вольно или невольно биологи сравнивали с организмом все остальные свои объекты и искали аналогии.

Не избежала этой тенденции и фитоценология. Наиболее ярко уподобление растительного сообщества организму было выражено в трудах крупнейшего американского геоботаника F. E. Clements (1916). Другие крупные фитоценологи того времени занимали более умеренную позицию. A. G. Tansley (1920) считал растительное сообщество лишь квазиорганизмом. Для этого периода развития геоботаники характерна переоценка целостности и организованности растительных сообществ, преувеличение тесноты связи видов в сообществах.

Но одновременно с этой концепцией появилась и другая, которая выражала реакцию на такие крайности. Независимо друг от друга Л. Г. Раменский (1910, 1924) и H. A. Gleason (1917, 1926, 1939) достаточно четко сформулировали так называемую индивидуалистическую гипотезу, суть которой сводится к тому, что каждый вид индивидуален по своей экологии, имеет отличающееся от других видов распределение по градиентам факторов среды. Растительное сообщество слагается из видов, экологические амплитуды которых перекрываются в данных условиях среды, а так как условия среды варьируют в общем непрерывно, то каждое растительное сообщество чем-то отличается от остальных. В связи с этим невозможно распределить их по четко отличающимся типам (растительным ассоциациям). Растительный покров непрерывен.

Иногда высказывается точка зрения, что сторонники континуума растительности отрицали какую-либо роль взаимоотношений между растениями в сложении растительных сообществ. Это совершенно неверно. В их работах неоднократно было показано, как межвидовая конкуренция меняет распределение видов по градиентам, делает более резкими границы между типами растительных сообществ. Да и такой фитоценотип, как виоленты, не мог бы быть выделен Раменским (1938), если бы он не считал межвидовую конкуренцию серьезным фактором.

Индивидуалистическая гипотеза, или теория континуума растительности, не была принята современниками, хотя никогда и никем серьезной критике не подвергалась. Эта гипотеза не вписывалась в сложившуюся систему взглядов, требовала пересмотра подходов и методов изучения растительности. Ее принятие усложняло решение многих проблем, в том числе и классификационных. В то же время в работах геоботаников 20—30-х гг. мы нередко находим сведения об отсутствии четких границ между растительными ассоциациями и о сильном варьировании внутри их.

Положение резко изменилось в конце 50-х гг., когда R. H. Whittaker (1956, 1960) и J. T. Curtis (1959) использовали идеи Раменского и Gleason для изучения распределения видов по градиентам факторов среды. В 60-е гг. оформилась теория континуума растительности и, не встречая сколько-нибудь серьезного сопротивления, получила всеобщее признание. Но это не значит, что в своей теоретической и практической работе геоботаники стали руководствоваться теми следствиями, которые вытекают из признания непрерывности растительного покрова и экологической индивидуальности видов. В связи с этим говорить о смене парадигм в геоботанике, как это делает Б. М. Миркин (1985), по-моему,

преждевременно. Да и сама теория континуума растительности, по-видимому, парадигмой не является.

Такие крайности и непоследовательности в развитии представлений о растительности объясняются вполне объективными причинами. Это все — этапы длительного и трудного пути создания теории, адекватно описывающей закономерности растительного покрова. Кроме того, не следует придавать слишком большое значение различиям в терминах. Если бы Clements жил в наши дни, он вполне мог бы назвать растительное сообщество целостной, самоорганизующейся и саморазвивающейся системой, а такие эпитеты в отношении растительного сообщества до сих пор встречаются нередко.

При изучении растительных сообществ фитоценологи встретились с объектом, который в очень многих отношениях не походит на организм. Те подходы и представления, которые были заимствованы из «организменной» ботаники, во многих случаях оказывались бесперспективными, а результаты их использования нередко больше запутывали существо вопроса, чем помогали его решению.

Прежде всего растительное сообщество — не система-тело, а система-поле (Василевич, 1983). Смысл этого утверждения сводится к тому, что растительное сообщество не отграничено от окружающей среды четкими линейными границами и не компактно внутри себя. В сомкнутом растительном покрове растения контактируют друг с другом, но не занимают всего пространства целиком. Более того, непосредственные физические контакты не являются главными и определяющими в характере взаимоотношений между растениями. Основную роль играют взаимоотношения, определяемые изменениями среды растениями — трансабиотические коакции, по В. Н. Сукачеву (1956).

Внутренняя структура этой системы — связи между элементами (особями растений), которые осуществляются через среду. Она не является пассивным проводником этих воздействий, а в значительной мере их преобразует. Такая разобщенность элементов не способствует выработке высокой целостности системы, тесной зависимости каждого элемента от других.

Организм любого вида имеет более или менее определенные размеры и более или менее определенный набор элементов. Конечно, у клональных растений эта определенность невелика, но в этой ситуации единицей учета, очевидно, должна служить не особь (генета), а побег (рамета). Системы-поля в принципе бесконечны в пространстве. Нет никаких внутренних ограничений на максимальные горизонтальные размеры растительного сообщества. Границы ставятся прежде всего изменениями условий среды.

Одной из важных особенностей растительного сообщества является то, что здесь пространственно целое не совпадает с функционально целым. Этот тезис был сформулирован гидробиологом В. Е. Заикой (1970) по отношению к экологическим системам вообще, но, по-видимому, он особенно четко проявляется по отношению к сообществам растений. Это положение с трудом завоевывает признание в геоботанике, хотя именно оно определяет специфику растительного сообщества как системы.

В 1965 г. А. А. Уранов предложил свою концепцию фитогенного поля, под которым он понимал пространство вокруг растения, среда в котором существенно изменена в результате жизнедеятельности растения. В большом числе работ как советских, так и зарубежных, было показано, что размеры фитогенного поля обычно лишь незначительно превышают площадь, занятую надземными органами и корневой системой растения. Еще до того как было выполнено большинство этих работ, А. А. Ниценко (1968) писал, что у растений нет механизмов для передачи воздействия на большое расстояние по горизонтали и взаимодействия растений осуществляются в основном по вертикали.

Группу растений, непосредственно взаимодействующих между собой, В. С. Ипатов (1966) назвал ценоячейкой. Размеры ценоячейки обычно невелики,

и она включает небольшое число растений. Но, естественно, не все элементы в материальной целостной системе должны быть связаны непосредственными взаимодействиями. Целостность возникает за счет внутренних взаимодействий между элементами системы. Это понятие характеризует степень связанности элементов системы, их преобразование в результате объединения элементов. В целостной системе взаимодействие элементов может быть и опосредованным, воздействие одного может передаваться по цепочке многим другим. Но все это может привести к созданию целостной системы лишь тогда, когда эти воздействия передаются достаточно быстро.

В растительном сообществе воздействия по горизонтали передаются довольно медленно. При этом нужно учитывать и то обстоятельство, что соседи каждого растения являются своего рода экранами, не позволяющими воздействию распространиться широко (Хильми, 1966). Конкретные воздействия (перехват пищи, света, влаги) таковы по своей природе, что оказывают заметное влияние лишь тогда, когда действуют в течение длительного срока. Только тогда происходят заметные изменения параметров соседей, и мы можем считать, что воздействие передалось. Через какое-то время это воздействие скажется и на соседях этих соседей, но оно будет более слабым и дойдет до них с большим запаздыванием. Каждое растение оказывает воздействие на соседей лишь в течение своей жизни, а за это время воздействие может распространиться весьма недалеко (Василевич, 1975). Реальные границы ценоячейки как совокупности взаимосвязанных растений и определяются этими двумя обстоятельствами: малой скоростью передачи воздействий и затуханием их в цепи опосредованных связей.

На Западе в подобной форме вопрос не ставился, но во многочисленных работах по изучению взаимоотношений между растениями в качестве одной из исходных посылок при выборе методики выдвигается тезис, что взаимодействуют между собой лишь непосредственные соседи (Mead, 1967, 1968; Buckley, 1983; Fowler, 1984; Weiner, 1984, 1985; Palaca, Silander, 1985; Palaca, 1986). Во многих из этих работ напряженность взаимоотношений оценивается коэффициентом корреляции веса растений с расстоянием между ними. Было показано (Cooper, 1961; Котов, 1982; Василевич, Искендерова, 1987), что достаточно учитывать лишь одного ближайшего соседа. Учет большего числа соседей не приводит к увеличению тесноты связи. Конечно, между отсутствием увеличения коэффициента корреляции или корреляционного отношения и реальным увеличением тесноты зависимости есть разница. Здесь можно провести аналогию между параметром и его статистической оценкой. Но можно вполне обоснованно считать, что основное воздействие определяется ближайшими соседями.

Таким образом, оказывается достаточно очевидным, что непосредственными взаимодействиями связаны между собой сравнительно небольшие группы растений (ценоячейки). В ряде случаев, когда растения в сообществе сильно отличаются по своим размерам, выделяют центральное растение в ценоячейке. Но это обычно ярко выражено лишь в многоярусных сообществах, в частности в лесах, где одно дерево оказывает воздействие на большое число окружающих его более мелких растений нижних ярусов: кустарников, кустарничков, трав и мхов. Но взаимодействует это дерево и с соседними деревьями, и в результате в многоярусном сообществе картина оказывается более сложной. Можно выделять ценоячейки в каждом ярусе, как это предлагает делать Б. Н. Норин (1987), но дело не в этом. Естественно, что в разных по строению сообществах и ценоячейки устроены по-разному. Главное в том, что ценоячейки занимают сравнительно небольшую площадь. Это системы, образованные непосредственно взаимодействующими растениями, за счет чего возникает определенная целостность, когда изменение одного элемента системы, если оно достаточно сильно, оказывает влияние и на все остальные. Мы можем считать ценоячейку функционально целым образованием. Целостность ценоячеек, конечно, невысока, но подробнее этого вопроса мы здесь касаться не будем.

Ценоячейка не является пространственно выраженной отдельностью или пространственно-целым. Соседние ценоячейки не граничат друг с другом, как кирпичи в стене (Василевич, Ипатов, 1969). В пределах растительного сообщества существует непрерывная ткань взаимовлияний. «По существу каждое растение в растительном ковре окружено своей ценоячейкой, простирающейся до тех пор, пока распространяется его влияние на соседей и пока соседи еще оказывают на него обратное воздействие» (Ниценко, 1971 : 62). В этом и состоит сложность понятия ценоячейки. Ценоячейки могут перекрываться, проникать друг в друга, а взаимодействия растений на границах соседних ценоячеек отнюдь не менее тесные, чем внутри их. В связи с этим утверждение Норина (1987), что ценоячейка является и пространственно обособленным образованием, мне кажется неверным. В лесотундре, где работает Норин, вероятно, в некоторых случаях это и так, но нельзя такое исключение возводить в общее правило. В лесах с сомкнутым древесным ярусом, на лугах, в степях и т. п. нет дискретности ценоячеек.

Непосредственно не контактирующие ценоячейки существуют независимо друг от друга. Какие-либо изменения, уничтожение отдельных ценоячеек, отдельных небольших участков растительного покрова не оказывают влияния на удаленные участки растительного покрова. Вывал одного дерева в лесу, вырубка, секущая растительное сообщество, оказывают влияние лишь на соседние небольшие по площади участки. Геоботаникам это хорошо известно, и они без большого труда и достаточно обоснованно определяют, какое сообщество существовало до вырубки, наблюдая соседние участки.

В сходных условиях среды формируются сходные по составу и строению ценоячейки. Пока сходство среды сохраняется, существует пространственная однородность растительного покрова. Границы в растительном покрове определяются прежде всего относительно резкими изменениями среды, но возможна и такая ситуация, когда одно растительное сообщество наступает на другое, например при наступлении болота на лес или луг или леса на луг (приобщающие сукцессии). В этом случае изменения среды определяются самой растительностью.

Относительно однородный в пространстве участок растительности, отграниченный от соседних подобных участков, мы называем фитоценозом. Фитоценоз является пространственно выраженной отдельностью. Он имеет более или менее четко выраженные границы и определенное положение на местности. Мы его можем закартировать, определить его размеры, форму и т. п. И хотя в пределах фитоценоза существует непрерывная ткань взаимодействий, не она определяет границы фитоценоза. На границах фитоценозов эти взаимодействия отнюдь не менее сильные.

Итак, мы имеем две принципиально разные системы, два разных объекта. Ценоячейку, которая является системой функционально связанных растений, но не является пространственно выраженной отдельностью, и фитоценоз, который является пространственно однородным участком растительного покрова, но разные его части не связаны взаимодействиями растений и не зависят друг от друга, если они удалены достаточно далеко.

Одна ценоячейка, хотя она является основным элементом растительного сообщества, не дает о нем достаточно полного представления. Этот элемент состоит из небольшого числа растений, и случайности в определении его строения и состава играют очень большую роль. В этом можно убедиться, сравнивая ценоячейки, находящиеся в сходных условиях среды и недалеко друг от друга. В 1924 г. Раменский, хорошо понимавший статистическую природу растительного покрова, писал: «Исход этого взаимодействия в каждой небольшой группе конкурирующих особей — явление в значительной мере случайное. Он зависит от временной и местной коньюнктуры обстоятельств. . . . Только суммируя эпизоды взаимной борьбы растений путем массового статистического учета

значительной площади с выводом итоговых средних обилий, мы обнаруживаем экологически закономерный состав растительности, отражающий условия обитания» (цит. по: Раменский, 1971: 13).

В зависимости от того, какие параметры растительного сообщества нас интересуют, мы должны будем обследовать разную площадь для получения достаточно точной оценки параметра.

Но почему же так сильно варьируют состав и строение ценоячеек в пределах одного растительного сообщества, если они образуются в сходных условиях абиотической среды? К. А. Kershaw (1964) указал 3 причины, вызывающие неравномерное размещение видов по площади сообщества: 1) биологические свойства видов, 2) варьирование факторов абиотической среды, 3) взаимоотношения между видами. Под биологическими свойствами видов он подразумевал прежде всего особенности вегетативного размножения и распространения семян на небольшое расстояние от материнского растения. Варьирование факторов абиотической среды всегда имеется в пределах растительного сообщества, но на этом уровне его роль еще мало изучена. В результате взаимоотношений между видами может создаваться мозаичность на мелкой шкале за счет конкурентного исключения и создания одними видами более благоприятных условий для произрастания других.

Все эти факторы несомненно очень важны для объяснения сильного варьирования растительности в пределах растительного сообщества, но существует еще одно обстоятельство, роль которого мы еще только начинаем понимать. Речь идет о фитоценотической замещаемости видов. Дело в том, что виды растений относительно неспецифичны по своему воздействию на среду и тем изменениям, которые они в ней вызывают (Василевич, 1966). Виды-спутники приурочены не к видам-эдификаторам, а к определенным фитосредам, которые могут практически одинаково создаваться разными эдификаторами. Существует большое число древесных видов, но они создают гораздо меньшее число типов затенения почвы, типов опада и типов корневой конкуренции. В связи с этим каждый вид растений различает лишь определенное число типов партнеров в конкурентной борьбе. В пределах одного типа партнеров может происходить замена одного вида на другой, остальные виды могут на это не отреагировать. Такие группы экологически близких и фитоценотически замещающих видов (гильдии, как их называют зоологи) могут быть весьма обширными в благоприятных условиях увлажнения и минерального питания. В этих условиях и встречаются полидоминантные растительные сообщества с высокой выровненностью обилий видов.

Фитоценотическая замещаемость видов проявляется не только в пределах одного растительного сообщества. Она обнаруживается и при сравнении разных растительных сообществ, произрастающих в сходных условиях среды. И на этом уровне фитоценотическая замещаемость может приводить к тому, что на первое место по обилию выходит то один, то другой вид из гильдии.

Такое громадное случайное варьирование как внутри растительного сообщества, так и набора растительных сообществ, находящихся в сходных условиях среды, сильно затрудняет их изучение. Какие связи мы ни пытаемся исследовать, они оказываются очень слабыми, будь то корреляции между видами по их присутствию или обилию, или корреляции между обилиями видов и факторами среды. Никто, конечно, не делает из этого вывода, что растительность слабо связана с условиями местообитания.

Геоботаникам известно много факторов, которые приводят к таким низким оценкам связи внутри растительности и между нею и средой. И одним из этих факторов является фитоценотическая замещаемость видов. Очевидно, мы смогли бы получить более высокие оценки связи, если бы вместо отдельных видов брали гильдии видов, не обращая внимания на то, что в пределах гильдии один вид

может замещаться другим. Таким образом можно снизить долю варьирования растительности, не связанную с варьированием среды.

Встает вопрос, насколько сложна задача выделения такого рода гильдий. Конечно, трудности на этом пути встретятся немалые. Можно ожидать, что в разных условиях среды, на разных местообитаниях одни и те же виды могут входить то в одну, то в разные гильдии. Если рассматривать гильдии как типы партнеров в конкурентной борьбе, то для разных видов типы партнеров могут быть разными. Это, конечно, затрудняет выделение гильдий.

J. P. Grime (1979) в своих работах убедительно показал, что конкурентная способность вида может быть охарактеризована небольшим числом сравнительно легко измеримых характеристик: высокой скоростью роста, образованием мощной подстилки, большим весом семян и т. п. При выделении так называемых типов поведения О. В. Смирнова (1987) использовала большой набор морфологических и биологических признаков видов, поддающихся количественной оценке, что позволило ей дать достаточно детальное объяснение позиций неморальных травянистых видов в широколиственных лесах. Эти работы вселяют уверенность, что задача выделения гильдий может быть решена в обозримое время имеющимися силами и средствами.

При изучении растительных сообществ геоботаники встретились с объектом, обладающим необычными для большинства биологических объектов свойствами. Это потребовало от них выработки новых подходов и новых теоретических представлений. Путь оказался нелегким. Но успехи фитоценологии за последние 20 лет позволяют надеяться, что сравнительно скоро мы сможем дать удовлетворительный ответ на вопрос, как устроено растительное сообщество. Во многом этому помогают интенсивно ведущиеся в последние годы исследования по изучению экологии и биологии видов растений, динамике их популяций, по изучению механизмов и напряженности внутривидовых и межвидовых отношений.

Теория континуума растительности сейчас пользуется всеобщим признанием. Все понимают, что любые синтаксоны связаны между собой переходными сообществами, что многие фитоценозы пространственно негомогенны (клинальны) или соединяются друг с другом широкими переходными полосами. Правда, в последнее время Норин (1987) объявил себя сторонником концепции дискретности растительного покрова, но, по-моему, из его теоретических представлений эта концепция все же не вытекает.

По-видимому, мы до конца не поймем неизбежность непрерывности растительного покрова, если не осознаем и не оценим количественно ее громадную стохастичность. Случайное варьирование растительности на любом пространственном уровне, а также любых ее признаков очень велико. И далеко не всегда увеличение объема выборки дает возможность получить точные оценки параметров, потому что генеральные совокупности в растительности часто не являются однородными и увеличение их объема неизбежно приводит к изменению средней и дисперсии. Серьезное исследование случайного варьирования методами математической статистики и комбинаторики позволит нам выделить закономерное в растительном покрове, а эту компоненту нам будет объяснить значительно проще.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Учение о непрерывности растительного покрова // Тр. МОИП. 1966. Т. 27. С. 59—69. — *Василевич В. И.* Некоторые черты организации экологических систем // Вестн. ЛГУ. Биология. 1975. Вып. 3. С. 136—142. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Василевич В. И.*, *Ипатов В. С.* Некоторые черты структуры надорганизменных структурных уровней // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 643—651. — *Василевич В. И.*, *Искендерова Д. К.* Количественная оценка взаимоотношений между растениями в сообществах степей и пустынь // Экология. 1987. № 2. С. 35—40. — *Заика В. Е.* Системный подход в экологии // Системные исследования.

Ежегодник. М.: Наука, 1970. С. 122—128. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестн. ЛГУ. Биология. 1966. Вып. 3. С. 56—62. — *Котов С. Ф.* Метод количественной оценки эдификаторной роли вида // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 2. С. 235—240. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с. — *Ниценко А. А.* О понятии фитоценоза и ассоциации как первичных единиц геоботанического исследования // Ботаника (исследования). Минск: Наука и техника, 1968. С. 25—40. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 183 с. — *Норин Б. Н.* Ценоячейка, синузия, ценом, растительное сообщество — проблемные вопросы теории фитоценологии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 10. С. 1297—1309. — *Раменский Л. Г.* О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ // Дневник XII съезда русских естествоиспытателей и врачей. М., 1910. № 7. С. 389—390. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Воронеж, 1924. 27 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 615 с. — *Раменский Л. Г.* Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с. — *Сукачев В. Н.* О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Бот. журн. 1956. Т. 41, № 4. С. 476—486. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965. С. 251—254. — *Хайлов К. М.* Проблема системной организованности в теоретической биологии // Журн. общ. биологии. 1963. Т. 24, № 5. С. 324—332. — *Хильми Г. Ф.* Основы физики биосферы. Л.: Гидрометеоиздат, 1966. 297 с. — *Buckley R.* A possible mechanism for maintaining diversity in species-rich communities: an addendum to Connell's hypothesis // Oikos. 1983. Vol. 40, N 2. P. 312. — *Clements F. E.* Plant succession: an analysis of the development of vegetation // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1916. Vol. 242. P. 1—512. — *Cooper Ch. F.* Pattern in ponderosa pine forests // Ecology. 1961. Vol. 42, N 3. P. 493—499. — *Curtis J. T.* The vegetation of Wisconsin. Madison, Univ. Wisconsin Press, 1959. 657 p. — *Fowler N. L.* The role of germination date, spatial arrangement, and neighbourhood effects in competitive interactions in *Linum* // J. Ecol. 1984. Vol. 72, N 1. P. 307—318. — *Gleason H. A.* The structure and development of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. 1917. Vol. 44, N 10. P. 463—481. — *Gleason H. A.* The individualistic concept of the plant association // Bull. Torrey Bot. Club. 1926. Vol. 53. N 1. P. 7—26. — *Gleason H. A.* The individualistic concept of plant association // Amer. Midland Naturalist. 1939. Vol. 21, N 1. P. 92—108. — *Grime J. P.* Plant strategies and vegetation processes. Chichester et al., J. Wiley a. Sons, 1979. 222 p. — *Kershaw K. A.* Quantitative and dynamic ecology. L., Edw. Arnold, 1964. P. 183. — *Mead R.* A mathematical model for the estimation of inter-plant competition // Biometrics. 1967. Vol. 23, N 2. P. 182—205. — *Mead R.* Measurement of competition between individual plants in a population // J. Ecol. 1968. Vol. 56, N 1. P. 35—45. — *Palaca S. W.* Neighbourhood models of plant population dynamics. 2. Multi-species models of annuals // Theor. popul. Biol. 1986. Vol. 29, N 2. P. 262—292. — *Palaca S. W., Silander J. A.* Neighbourhood models of plant population dynamics. 1. Single-species models of annuals // Amer. Naturalist. 1985. Vol. 123, N 3. P. 385—411. — *Tansley A. G.* The classification of vegetation and the concept of development // J. Ecol. 1920. Vol. 8, N 2. P. 118—149. — *Weiner J.* Neighbourhood interference amongst *Pinus rigida* individuals // J. Ecol. 1984. Vol. 72, N 1. P. 183—195. — *Weiner J.* Size hierarchies in experimental populations of annual plants // Ecology. 1985. Vol. 66, N 3. P. 743—752. — *Whittaker R. H.* Vegetation of the Great Smoky Mountains // Ecol. Monogr. 1956. Vol. 26, N 1. P. 1—80. — *Whittaker R. H.* Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California // Ecol. Monogr. 1960. Vol. 30, N 3. P. 279—338.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 11 IV 1989.

УДК 581.3 : 582.942.2

З. И. Никитичева, О. Б. Проскурина

ЭМБРИОЛОГИЯ ВИДОВ РОДА *CONVOLVULUS* (*CONVOLVULACEAE*). РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И СЕМЕНИ

Z. I. NIKITICHEVA, O. B. PROSKURINA. EMBRYOLOGY OF THE SPECIES OF THE GENUS *CONVOLVULUS* (*CONVOLVULACEAE*). THE OVULE AND SEED DEVELOPMENT

Показано принципиальное сходство в развитии семяпочки и семени *Convolvulus arvensis*, *C. holosericeus*, *C. scammonia*, *C. tauricus*. У исследованных видов семяпочка анатропная или анакампилотропная, однопокровная, тенуинуцеллятная. Зародышевый мешок Polygonum-типа. Антиподы мелкие, эфемерные. Синергиды имеют необычно сильно утолщенную оболочку в базальной части клеток. Эндосперм развивается по нуклеарному типу и образует латеральный вырост, который функционирует как гаусторий. Эмбриогенез соответствует Lotus-вариации Onagrad-типа, характерно формирование многоклеточного массивного суспензора. Зародыш в зрелом семени имеет крупные складчатые семядоли. Прослежено формирование семенной кожуры и динамика крахмала в развивающейся семяпочке и семени.

В сем. *Convolvulaceae* включаются около 50 родов (Engler, Prantl, 1897; Hutchinson, 1959). Большинство из них пантропические, род *Convolvulus* — космополит. Некоторые систематики включают в состав семейства род *Cuscuta*, объединяющий паразитные растения (Bentham, Hooker, 1876; Engler, Prantl, 1897; Melchior, 1964). В последних системах классификаций этот род обычно выделяют в монотипное сем. *Cuscutaceae* (Тахтаджян, 1966, 1987; Hutchinson, 1973; Takhtajan, 1980), поэтому в данной статье мы не будем включать его в сравнительный анализ эмбриологических признаков семейства. Данные по эмбриологии, большей частью фрагментарные, имеются лишь для представителей 7 родов семейства: *Ipomoea*, *Evolvulus*, *Operculina*, *Jasquemontia*, *Mina*, *Volvulopsis*, *Convolvulus* (Rao K. V. R., 1940; Rao V. S., 1944, цит. по: Govil, 1970; Kaur, Singh, 1987). Исследования посвящены главным образом роду *Ipomoea*, однако полной картины развития эмбриональных структур нет ни для одного из видов этого рода, хотя в целом для рода можно составить довольно отчетливую характеристику развития семяпочки и зародышевого мешка. В развитии же эндосперма и зародыша остаются значительные пробелы. Наиболее детально исследовано развитие и строение семенной кожуры (Kenyan, 1928; Chan, Hillson, 1968; Kaur, 1969 (1970); Kaur, Singh, 1970, 1987; Govil, 1971). Опубликованы ультраструктурные данные о генезисе и строении пластид в клетках суспензора *Ipomoea purpurea* (Ponzi, Pizzolongo, 1972, 1973), а также о способе клеткообразования в эндосперме (Ponzi, Pizzolongo, 1984).

Род *Convolvulus*, несмотря на широкое распространение и богатый видовой состав, эмбриологически слабо изучен. Имеются фрагментарные данные по строению семяпочки на ранней стадии: отмечено отделение археспорием кроющих клеток у *C. sepium* (Peters, 1908, цит. по: Govil, 1970) и *C. arvensis* (Mathur, 1934). У *C. arvensis* изучена последовательность клеточных делений в ходе раннего эмбриогенеза (Souèges, 1937); данные по развитию других структур семени очень фрагментарны (Sripleng, Smith, 1960; Никитичева, Проскурина, 1987).

При проведении эмбриологического исследования видов рода *Convolvulus* ставились задачи: 1) дополнить картину развития всех структур семени и обсудить вопрос о генезисе запасающих тканей в семяпочке изученных растений; 2) выяснить, имеются ли межвидовые различия по эмбриональным структурам у исследованных видов; 3) сравнить полученные материалы с имеющимися данными по другим родам семейства.

Материал и методика

Материал по эмбриологии 4 видов *Convolvulus* (*C. arvensis*, *C. holosericeus*, *C. scammonia*, *S. tauricus*) был собран в Крыму в 1984 г. Исследованные виды являются представителями двух из семи секций рода: *C: holosericeus*, *C. tauricus* (эндемик Крыма) — из секции *Inermia*; *C. scammonia*, *C. arvensis* — из секции *Scandentia* (Григорьев, 1953). Материал в виде бутонов разной величины, завязей из цветущих и отцветших цветков и плодов разных стадий развития фиксирован в жидкости FAA (100 частей 70%-ного этилового спирта; 7 частей 40%-ного формалина; 7 частей ледяной уксусной кислоты). Проводку материала до парафина осуществляли по общепринятой методике (Прозина, 1960). Срезы толщиной 12 мкм окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с дифференцировкой в растворе иода в иодистом калии (выявляющего нерастворимые полисахариды) и подкраской оранжем Ж в гвоздичном масле, а также прооционовыми красителями (красным и синим), выявляющими одновременно углеводы и белки (Иванов, Литинская, 1967). Наиболее детально и полно изучены *C. scammonia* и *C. arvensis*. По *C. tauricus* мы не имели завершающих стадий развития семени, а по *C. holosericeus* — ранних стадий развития семяпочки.

Результаты исследований

Развитие нуцеллуса и интегумента. В завязи видов *Convolvulus* закладываются 4 семяпочки. Они возникают на выступающих плацентах, содержащих большое количество запасного крахмала. На ранней стадии развития семяпочка представлена небольшим меристематическим бугорком. В ее субэпидермальном слое одна из клеток, находящаяся на вершине, преобразуется в археспориальную и вскоре делится периклинально на спорогенную и париетальную (кроющую) клетки (рис. 1, *1*). Последняя иногда делится периклинальной перегородкой (рис. 1, *2*). Нуцеллус слабо развит и существует кратковременно у всех исследованных видов, состоит из 1—2 слоев, окружающих мегаспороцит (рис. 1, *2—4*). Деформация клеток нуцеллуса начинается во время мейоза в мегаспороците, а ко времени образования 2- или 4-ядерного зародышевого мешка нуцеллус разрушается полностью (рис. 1, *5*). По строению и поведению нуцеллуса семяпочку *Convolvulus* можно отнести к тенуинуцеллятному типу (см. обсуждение). Изгиб семяпочки начинается на стадии мегаспороцита. К моменту вступления мегаспороцита в мейоз угол между осями фуникулуса и микропиле составляет 45°, а в зрелой семяпочке обе оси становятся почти параллельными. Одновременно с образованием спорогенной клетки закладывается валик интегумента путем периклинальных делений клеток эпидермы и субэпидермы по периметру основания нуцеллуса. Интегумент интенсивно растет в период мегаспорогенеза, становится многослойной структурой и смыкается над нуцеллусом, так что уже ко времени завершения мейоза образует длинный (330 мкм) микропилярный канал (рис. 1, *3*, *4а*). Позднее благодаря значительному росту зародышевого мешка и внедрению его апикальной части в микропиле длина микропилярного канала сокращается, в зрелой семяпочке она составляет около 230 мкм.

Готовая к оплодотворению семяпочка ближе всего к анатропному типу, хотя часто она является более или менее изогнутой в своей микропилярной

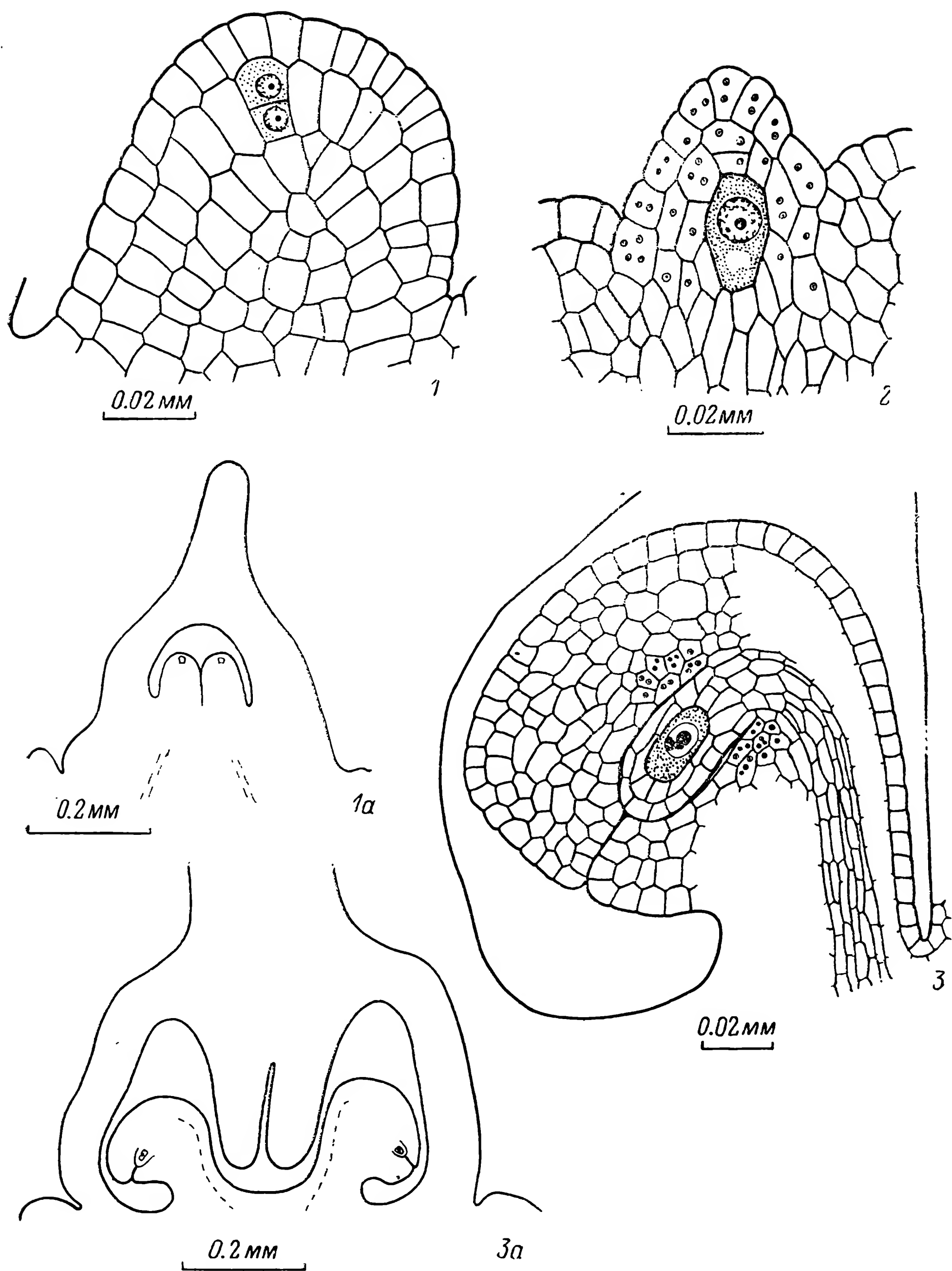


Рис. 1. Развитие семяпочки, мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка *Convolvulus scammonia* (*1*, *1a*, *2*, *4*, *4a*, *5*, *5a*, *7*), *C. arvensis* (*3*, *3a*), *C. tauricus* (*6*, *6a*).

1 — бугорок семяпочки после деления археспориальной клетки; *2—4* — последовательные стадии мегаспорогенеза; *5* — зародышевый мешок на 4-ядерной стадии развития; *6*, *7* — зародышевые мешки в сформированном (*6*) и зрелом (*7*) состояниях; *1a*, *3a*, *4a*, *5a*, *6a*, *7a* — схемы строения семяпочки на соответствующих рисункам стадиях.

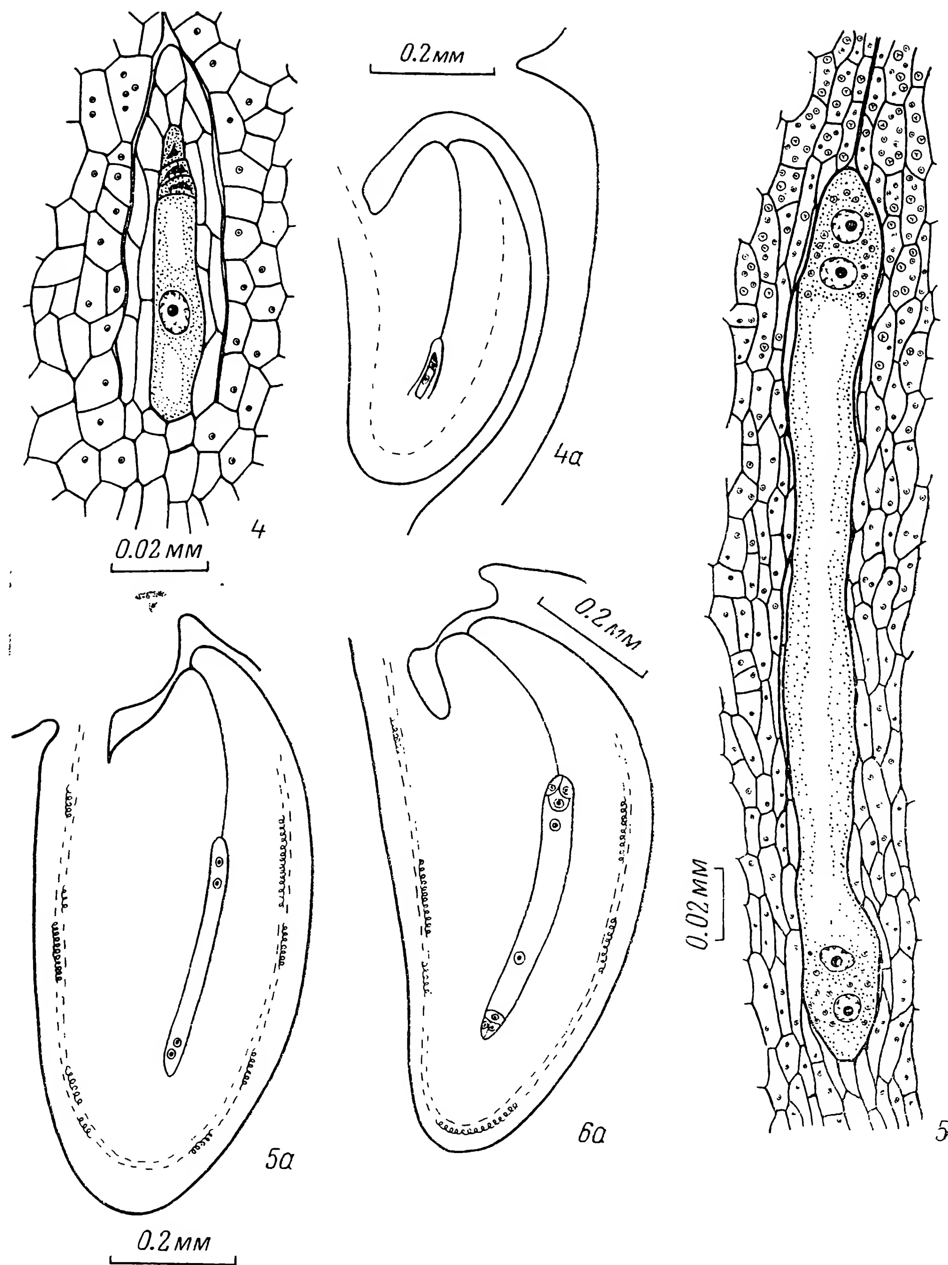
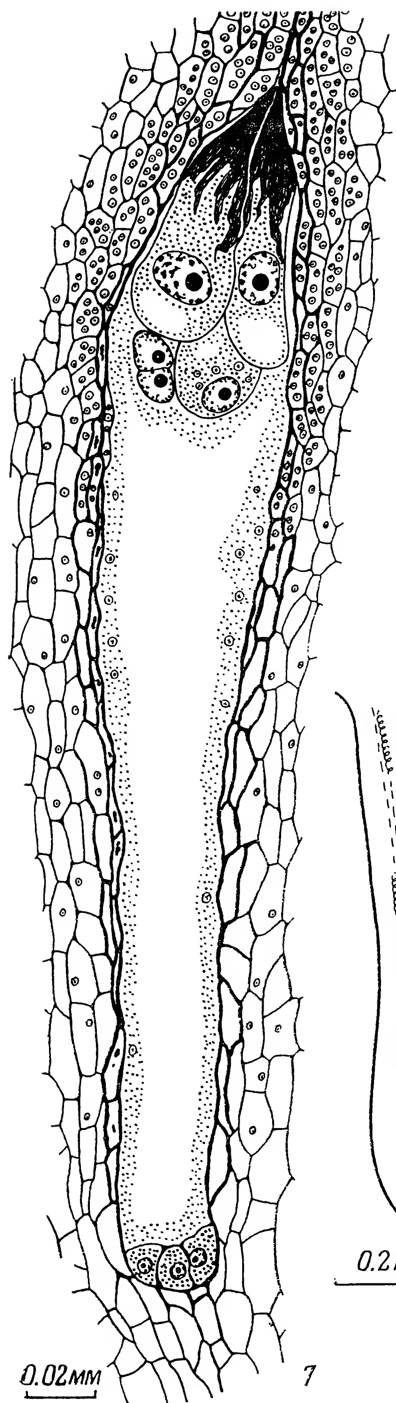
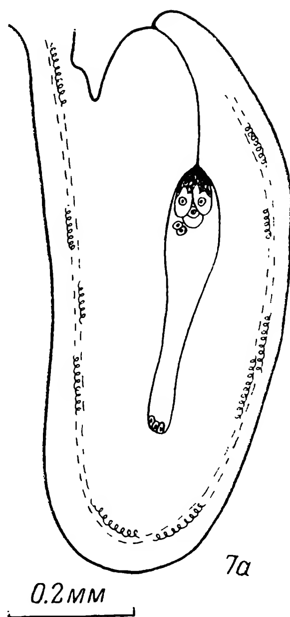


Рис. 1 (*продолжение*).

части, приближаясь к кампилотропному типу (анакампилотропному по классификации G. Bocquet, 1959) (рис. 1, *6а*, *7а*). Другими характерными признаками сформированной семяпочки являются отсутствие нуцеллуса и массивный интегумент из 15—20 слоев клеток, образующий длинный микропилярный канал (рис. 1, *7а*). Внутренняя эпидерма интегумента разрушается вокруг зародышевого мешка в процессе его созревания. Прилегающие к зародышевому мешку клетки интегумента принимают неправильную форму, их оболочки красятся более интенсивно, а ядро и цитоплазма дегенерируют (рис. 1,





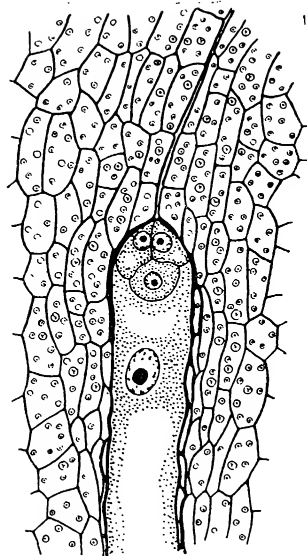
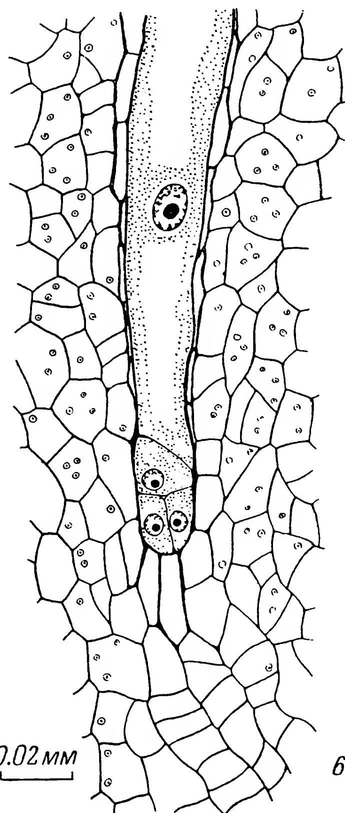



Рис. 1 (*продолжение*).

6, *7*). Эндотелий не дифференцируется. Наружная эпидерма интегумента представлена хорошо выраженным слоем, состоящим из небольших изодиаметрических клеток. Упорядоченное расположение клеток имеет также субэпидерма, клетки которой во время созревания и оплодотворения зародышевого мешка делятся периклинально (рис. 4, *1—3*), а затем дифференцируются на мелкоклеточный и палисадный слои (рис. 4, *2—7*). Под субэпидермой находится паренхимная ткань интегумента, содержащая запасной крахмал, особенно в большом количестве в микропилярной части семяпочки. Семяпочка исследованных видов снабжена сосудистым пучком, который проходит по фуникулусу, халазе и продолжается без разветвлений по дорсальной части интегумента, почти достигая его вершины (рис. 1, *6a*, *7a*). На стадии раннего проэмбрио в эпидерме наблюдаются мощные вторичные утолщения клеточных оболочек; в клетках палисадного слоя субэпидермы происходят периклинальные деления (рис. 4, *3*). В созревающем семени заканчивается специализация трех поверхностных слоев. У *C. holosericeus* клетки эпидермы интегумента образуют длинные волоски (рис. 4, *7*), у *C. arvensis* наружная стенка клеток эпидермы волнистая (рис. 4, *5*), у *C. scammonia* — гладкая (рис. 4, *6*). Мелкие клетки субэпидермы становятся толстостенными, клетки палисадного слоя заканчивают радиальный рост. Эти три слоя сохраняются в зрелом семени наряду с несколькими паренхимными слоями.

М е г а с п о р о г е н е з. У всех исследованных нами видов *Convolvulus* спорогенная клетка, образовавшаяся после деления археспория, преобразуется в мегаспороцит (мейоцит) (рис. 1, *3*). Оба деления мейоза протекают обычно без нарушений с последовательным заложением перегородок после каждого деления. В результате образуется тетрада мегаспор линейного типа. Халазальная мегаспора дает начало зародышевому мешку, остальные три дегенерируют (рис. 1, *4*).

Р а з в и т и е з а р о д ы ш е в о г о м е ш к а. Моноспорический зародышевый мешок у исследованных видов *Convolvulus* развивается по Polygonum-типу. Инициальная клетка зародышевого мешка сильно разрастается (рис. 1, *4*), особенно значительно ко времени возникновения в ней 4 ядер (рис. 1, *5*, *5a*). Сформированный зародышевый мешок 8-ядерный, 7-клеточный, сильно вытянут по продольной оси семяпочки (рис. 1, *6*, *6a*). В процессе созревания зародышевого мешка происходит преобразование его элементов. Имеются некоторые различия в размерах зрелого зародышевого мешка у разных видов. Так, у *C. scammonia* длина зрелого зародышевого мешка составляет 490 мкм, у *C. tauricus* — 590, а у *C. holosericeus* — 385 мкм. Для всех видов характерны довольно крупные клетки яйцевого аппарата. В яйцеклетке ядро, как правило, расположено в ее апикальной части, хотя у *C. scammonia* отмечались яйцеклетки с вакуолью в апикальной части клетки и сдвинутым в сторону ядром. Синергиды имеют типичное для них расположение ядра в базальной части клетки, а вакуоли — в апикальной части. Характерной особенностью синергид у всех исследованных нами видов *Convolvulus* является образование необычно мощно развитого вторичного утолщения клеточной оболочки в ее базальной части, имеющего вид колпачка с небольшими лопастями, одевающего клетки до половины их длины (рис. 1, *7*). При окраске генциан-виолетом утолщенная часть оболочки окрашивается в темно-фиолетовый цвет; поверхность этой части оболочки шероховатая. Центральная клетка зародышевого мешка крупная, мешковидная, с большой центральной вакуолью. Полярные ядра сливаются до оплодотворения, и вторичное ядро находится около яйцевого аппарата. Антиподы представлены тремя небольшими клетками (рис. 1, *7*), они эфемерны и в оплодотворенном зародышевом мешке исследованных видов не обнаруживаются. У *C. holosericeus* наблюдали несколько семяпочек с дополнительными зародышевыми мешками, происхождение которых проследить не удалось.

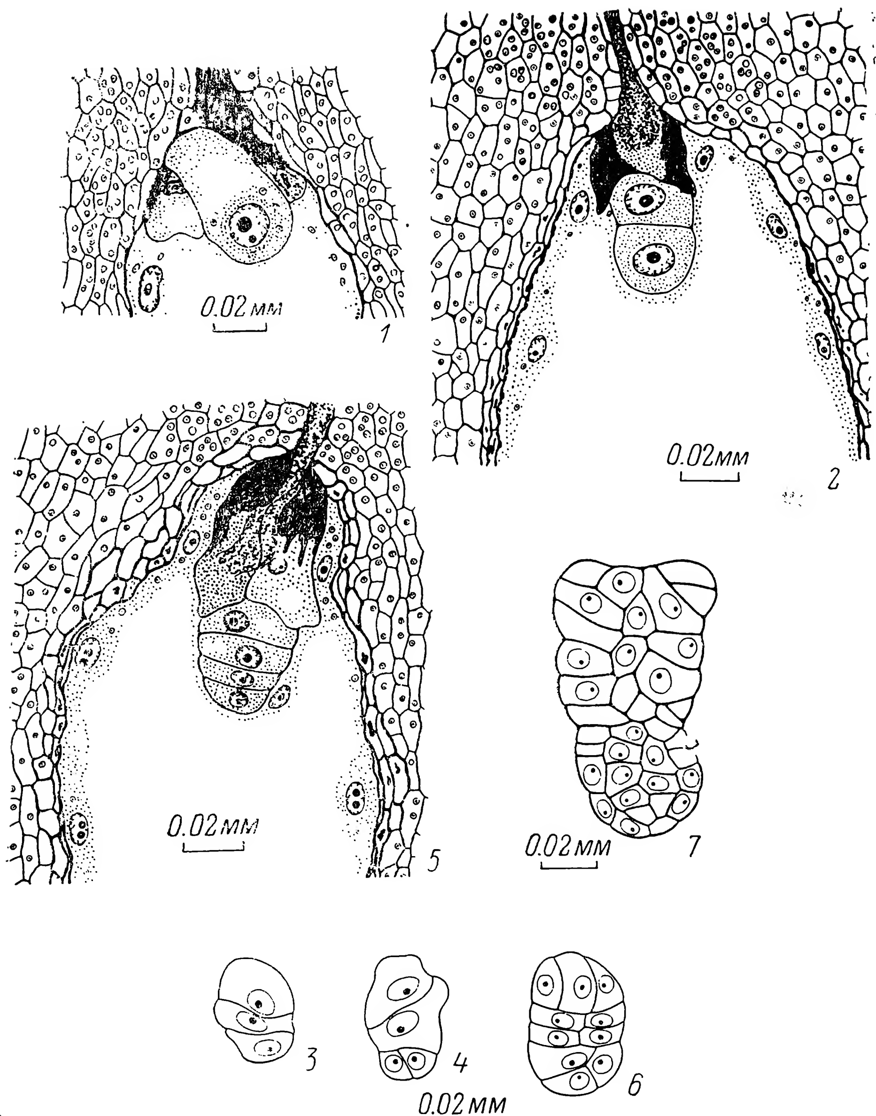


Рис. 2. Развитие зародыша и эндосперма *Convolvulus arvensis* (*1—8*, *14*), *C. tauricus* (*9—11*), *C. scammonia* (*12*, *13*, *18а*, *18б*), *C. holosericeus* (*15—17а*, *17б*).

1—13 — последовательные стадии развития зародыша (*1*, *2*, *5*, *8*, *11* — с фрагментом микропилярной части интегумента и эндосперма); *14*, *15* — фрагменты семядолей с крупными клетками в зародышах разного возраста; *16—17а*, *18а* — морфология зародыша, извлеченного из незрелого (*16*) и зрелого семени; *17б*, *18б* — строение семядоли, отделенной от зародыша.

О п л о д о т в о р е н и е. Пыльцевая трубка растет по микропилярному каналу и проникает в зародышевый мешок через одну из синергид, в которую и изливает свое содержимое. В течение длительного периода внутри синергиды виден конец пыльцевой трубки (рис. 2, *2*). Как разрушенная, так и интактная синергиды сохраняются в период эмбриогенеза (рис. 2, *2*, *5*). Наблюдавшиеся картины подтверждают наличие двойного оплодотворения. Процесс слияния ядра спермия с ядром яйцеклетки происходит по премитотическому типу.

Э м б р и о г е н е з. У исследованных нами видов рода *Convolvulus* зигота перед делением представляет собой крупную грушевидную по форме клетку (рис. 2, *1*). В связи с тем что место прикрепления зиготы сдвинуто от микропиле

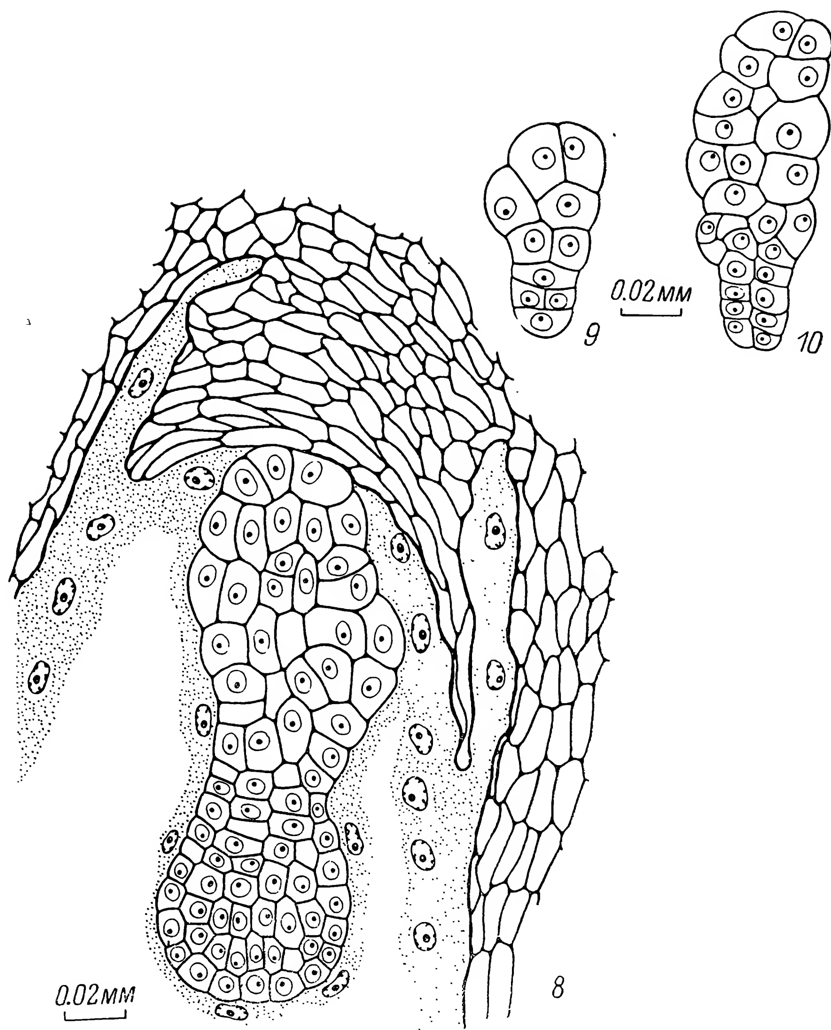


Рис. 2 (*продолжение*).

в латеральное положение, ось зиготы не совпадает с осью зародышевого мешка. В дальнейшем на ранних стадиях развития проэмбрио искривляется, благодаря чему апикальная часть проэмбрио (собственно зародыш) выносится в положение, совпадающее с осью эндосперма. Эти особенности необходимо учитывать при изучении ранних этапов развития зародыша, так как он вследствие изгиба суспензора имеет не радиальную симметрию, а билатеральную. Продольные срезы зародыша в дорсивентральной и билатеральной плоскости не идентичны и различаются по расположению и форме клеток (сравнить рис. 2, *4* и 2, *5*). Зигота делится поперечной перегородкой (рис. 2, *2*), при этом из двух образовавшихся клеток базальная клетка *cb* крупнее апикальной клетки *ca*. Второе деление происходит обычно в базальной клетке *cb* в поперечном направлении (рис. 2, *3*). Вскоре апикальная клетка *ca* делится продольно, что хорошо видно только на дорсивентральных срезах зародыша (рис. 2, *4*). В результате образуется 4-клеточный Т-образный проэмбрио (рис. 2, *4*). Строение тетрады клеток проэмбрио и их дальнейшая судьба позволяют отнести эмбриогенез исследованных видов рода *Convolvulus* к Lotus-вариации Onagrad-

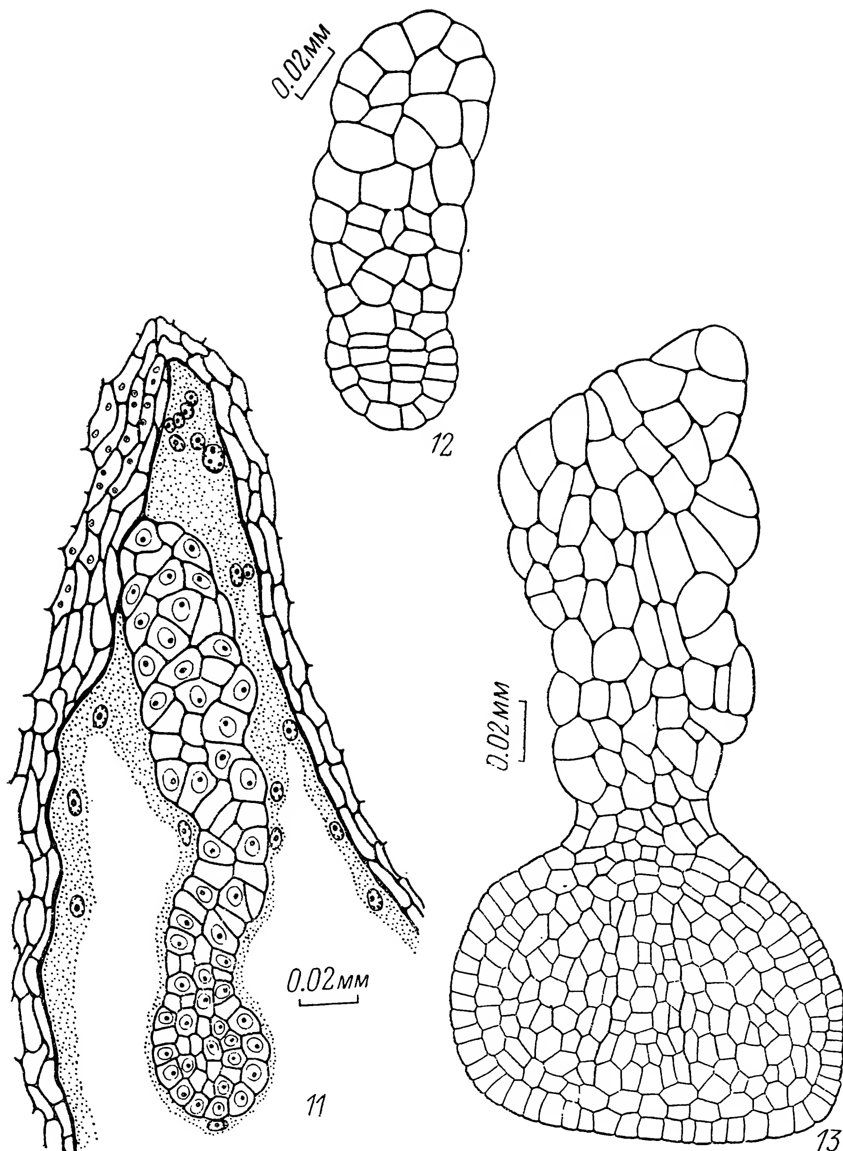


Рис. 2 (*продолжение*).

типа. Из производных апикальной клетки *ca* формируется радиально симметричный глобулярный проэмбрио; эта стадия развития зародыша характеризуется тканевой дифференциацией и прежде всего выделением эмбриодермы (рис. 2, *7*, *11*, *12*). Затем происходят антиклинальные деления в эмбриодерме и продольные и поперечные деления во внутренних клетках, что приводит к дифференциации инициалей плерома и периблемы (рис. 2, *8*). Завершение глобулярной стадии эмбриогенеза связано с уплощением апикальной части зародыша и его переходом от радиально симметричного строения к билатеральному (рис. 2, *13*). Затем начинается этап органообразования: в местах формирования будущих семядолей происходят периклинальные деления в субэпидерме и подлежащих слоях клеток (рис. 2, *13*). В это же время дифференцируются инициальные клетки апекса побега. В ходе эмбриогенеза углубля-

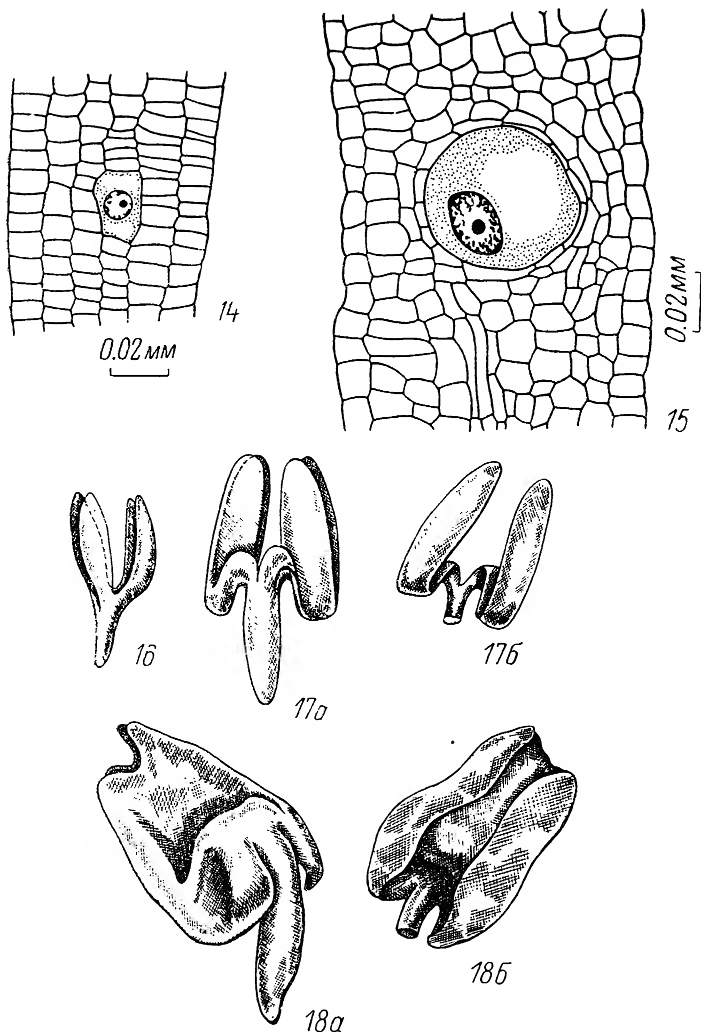


Рис. 2 (*продолжение*).

ется тканевая дифференциация между суспензором и собственно зародышем. Производные базальной клетки *cb* делятся без определенной последовательности и образуют массивный многоклеточный суспензор (рис. 2, *6—13*). Последний прикрепляется к интегументу и в своей базальной части изогнут, что видно только на строго дорсивентральных срезах (рис. 2, *11*; 3, *3—5*). На билатеральных же срезах видна только часть суспензора, прилегающая к собственно зародышу (рис. 2, *8*). У разных видов рода *Convolvulus* имеется различие в форме суспензора: у *C. tauricus* он сильно удлинен (рис. 2, *11*), у *C. arvensis* — более короткий и компактный (рис. 2, *7*, *8*), у *C. scammonia* — как бы промежуточный между указанными двумя (рис. 2, *12*, *13*). В то же время суспензор исследованных видов имеет принципиальное сходство: он представлен массивной каллусоподобной тканью, превышающей по размерам глобулярный проэмбрио, коленообразно изогнут и состоит из вакуолизированных клеток с одним ядром сравнительно небольшой плоидности (оно не более чем в 2—4 раза превышает размеры ядер в клетках глобулярного проэмбрио) (рис. 2, *8*, *11*). Суспензор у всех исследованных видов сохраняется на стадии формирования и роста семя-

долей (рис. 3, *4*, *5*) и дегенерирует лишь к моменту окончания роста зародыша в семени (рис. 3, *6*). Темпы роста и развития органов зародыша неодинаковы. Характерен интенсивный рост семядолей (рис. 3, *4—6*), которые в сформированном состоянии в несколько раз превышают длину гипокотиля.

В зрелом семени зародыш хорошо развит (рис. 2, *17а*, *18а*; 3, *7*). Его корневой конец дифференцирован на корневой чехлик, инициальные слои коры и центрального цилиндра корня. Гипокотиль короче семядолей, имеет хорошо развитый прокамбиальный тяж (из 16 слоев клеток на продольном срезе), апекс побега выпуклый. Характерны крупные листовидные зеленые семядоли, складчато сложенные. Размер зародыша, форма семядолей и особенности их складчатости видоспецифичны. У *C. arvensis* и *C. scammonia* (рис. 2, *18а*, *б*) обе семядоли плотно сложены, имеют поперечную складку посередине и завернутые внутрь края, а в апикальной части — небольшую ложбинку. В развернутом виде семядоли широкоовальные. У *C. holosericeus* семядоли также имеют глубокую поперечную складку, но в отличие от предыдущих видов они расчленены почти до основания на 2 ланцетовидные доли (рис. 2, *17а*, *б*). Длина зародыша в семени (со сложенными семядолями) у *C. arvensis* — 3.033 мм, у *C. scammonia* — 5.06, у *C. holosericeus* — 3.57 мм. У зародыша из незрелого семени семядоли еще не образовали складки (рис. 2, *16*). В зрелом зародыше у всех исследованных нами видов обнаружены крупные клетки, распределенные равномерно по всей длине семядолей. В процессе своего формирования такая клетка перестает делиться, вытягивается по оси семядоли; первоначально ядро располагается в центре клетки, а 2 вакуоли — на супротивных ее концах (рис. 2, *14*). Постепенно эти клетки увеличиваются в объеме, округляются, ядро смещается к периферии клетки, а одна крупная вакуоль занимает ее центральную часть (рис. 2, *15*). Описанные клетки, очевидно, являются клетками-млечниками. К имеющимся в литературе данным о наличии млечников в стебле и листьях *Convolvulus* (Тахтаджян, 1966) можно добавить факт образования такого типа клеток в семядолях зародыша.

Эндоспермогенез. Эндосперм развивается по нуклеарному типу. Первичное ядро эндосперма делится около яйцевого аппарата. Затем формируется ценоцитная клетка, содержащая тонкий постенный слой цитоплазмы с равномерно распределенными ядрами; первоначально она имеет овальную форму на продольном срезе (рис. 3, *1*). Одновременно с делениями ядер происходит разрастание клетки эндосперма. В его микропилярной части образуется небольшой вырост в направлении микропиле, выше уровня прикрепления зародыша (рис. 2, *11*; 3, *2—5*). Более интенсивно развивается латеральный вырост (рукав) эндосперма, постепенно разрастающийся в направлении к вентральной части проводящего пучка семяпочки. Вследствие такого роста эндосперм приобретает U-образную форму (рис. 3, *2*). На растущем конце выроста цитоплазма уплотняется, ядра в ней располагаются более густо, чем в основной части эндосперма (рис. 3, *2*, *3*). Центральная часть эндосперма занята крупной вакуолью (рис. 3, *1*, *2*). Клеткообразование в эндосперме начинается с микропилярного полюса на стадии позднего глобулярного зародыша (рис. 3, *3*). Постепенно число клеточных слоев эндосперма увеличивается, вакуоль сокращается (рис. 3, *4*). В апикальном конце гаусториального выроста эндосперма, приближенного к проводящему пучку, сохраняется ядерное состояние: ядра, как правило, имеют неправильную форму и варьируют в размерах (рис. 3, *4*, *4а*). На стадии интенсивного роста семядолей зародыша центральная вакуоль в эндосперме замещается клетками. Характерен диморфизм клеток сформированного эндосперма (рис. 3, *5*, *5а*). Клетки 2—3 наружных четко выраженных слоев эндосперма мелкие, изодиаметрические, с густой цитоплазмой и ядром, занимающим большую часть клетки. Внутренние клетки эндосперма крупные, тонкостенные, сильно вакуолизированные, характеризуются низким ядерно-плазменным отношением. Позднее, когда семядоли за-

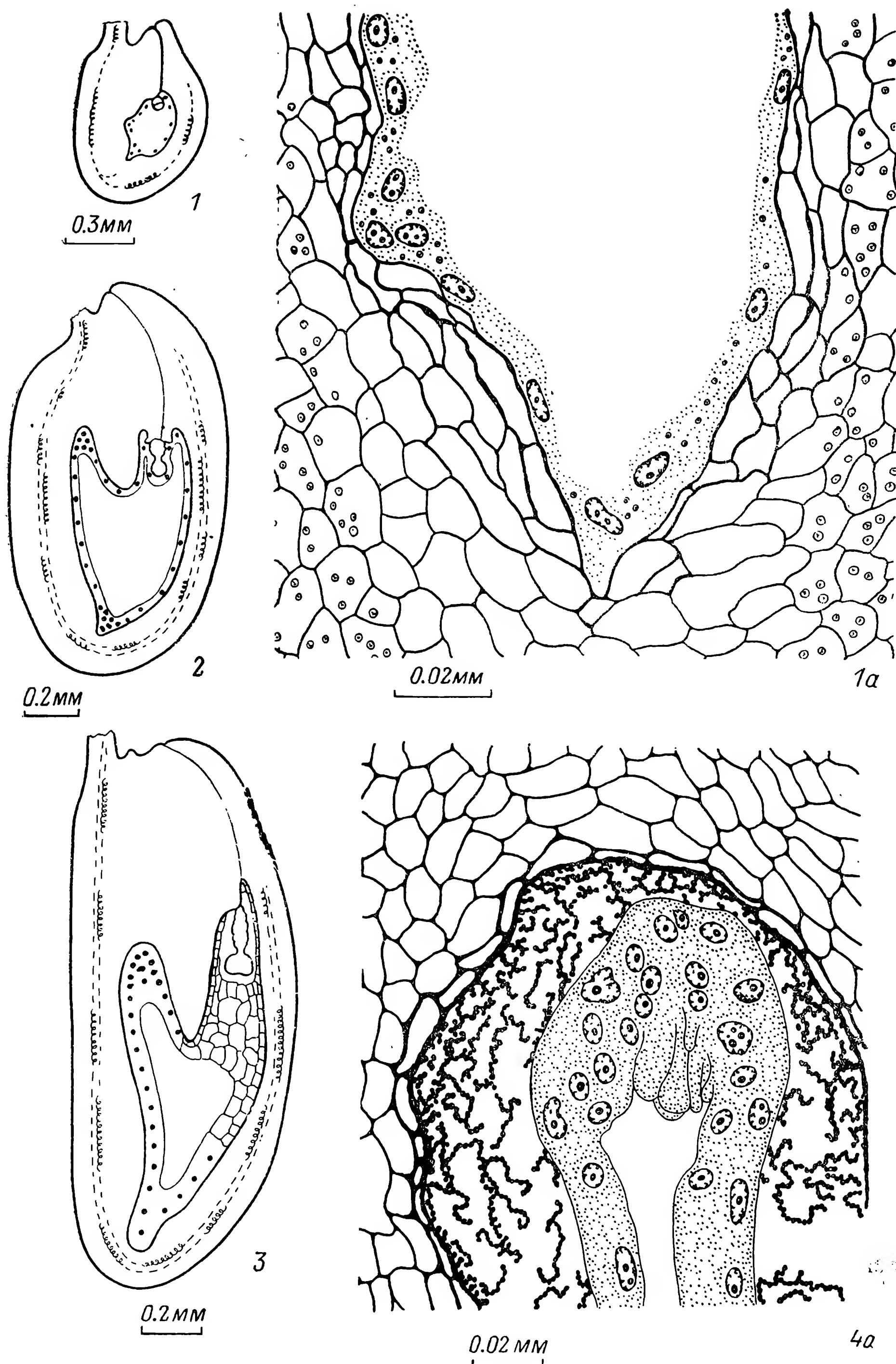


Рис. 3. Развитие семени *Convolvulus tauricus* (*1*, *1a*), *C. arvensis* (*2*, *5*, *5a*, *6*), *C. scammonia* (*3*, *4*, *4a*), *C. holosericeus* (*7*).

1—6 — схемы последовательных этапов развития семени; *1a* — образование латерального гаустория эндосперма; *4a*, *5a* — строение латерального эндоспермального гаустория в период клеткообразования в эндосперме; *7* — схема строения зрелого семени. *э* — эндосперм, *ск* — семенная кожура.

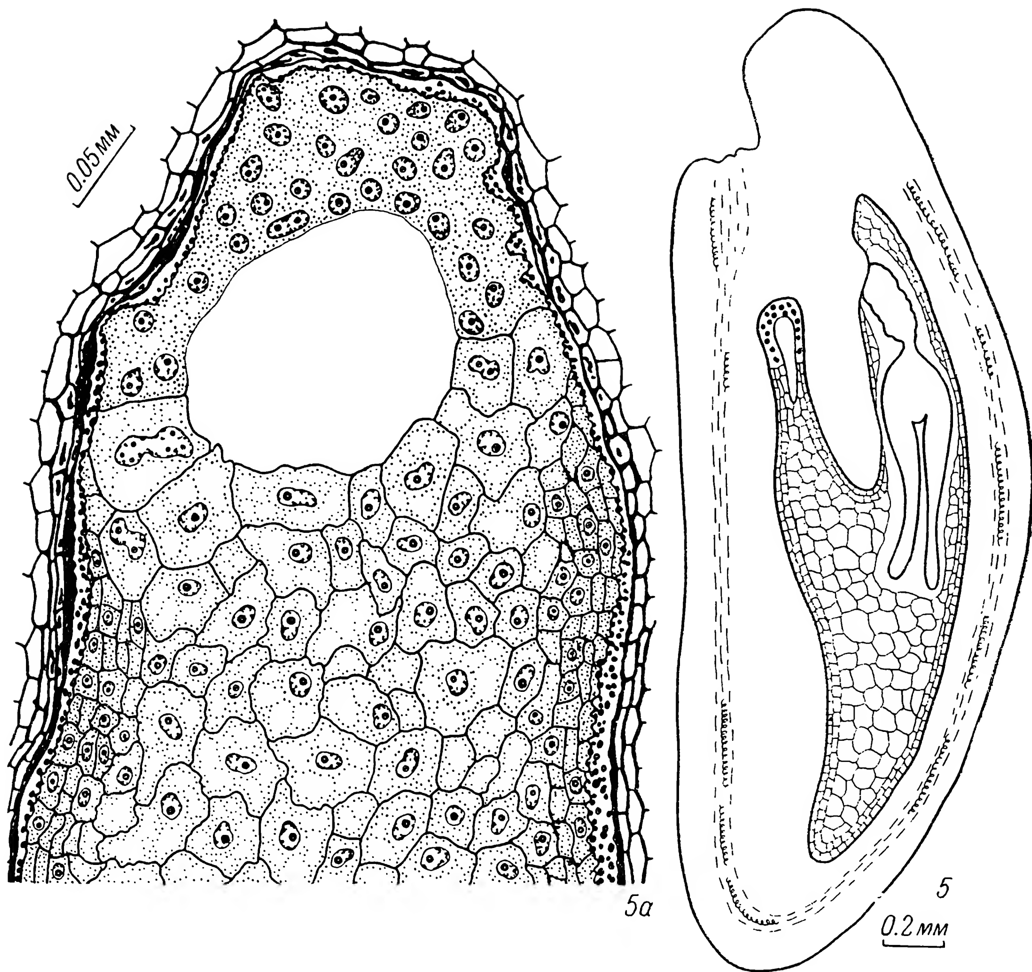


Рис. 3 (*продолжение*).

родыша изгибаются (рис. 3, *6*), в эндосперме, начиная с центральной области, происходит разрушение внутренних клеток: они теряют свою форму, сминаются, их целостность нарушается; остатки клеточных оболочек и содержимое клеток сливаются в общую массу. В зрелом семени эндосперм окружает зародыш в виде тонкой плотной белой мантии, которая представлена 2—4 мелкоклеточными слоями, еще содержащими некоторое количество крахмальных зерен, а также сдавленными остатками внутренних слоев, наиболее массивных в области латерального выроста эндосперма. Здесь содержатся и значительные запасы крахмала.

Динамика содержания крахмала в семяпочке. Крахмальные зерна появляются в нуцеллусе семяпочки на стадии мегаспороцита и заложения интегумента (рис. 1, *2*). В период вступления мегаспороцита в мейоз (стадия синапсиса) крахмал появляется в зоне основания растущего интегумента вблизи нуцеллуса (рис. 1, *3*). По мере роста интегумента крахмал накапливается прежде всего в его слоях, ближайших к нуцеллусу и микропилярному каналу (рис. 1, *4*). В период развития зародышевого мешка и вскоре после оплодотворения количество крахмала в интегументе постепенно увеличивается, при этом сохраняется определенная его локализация. У всех изу-

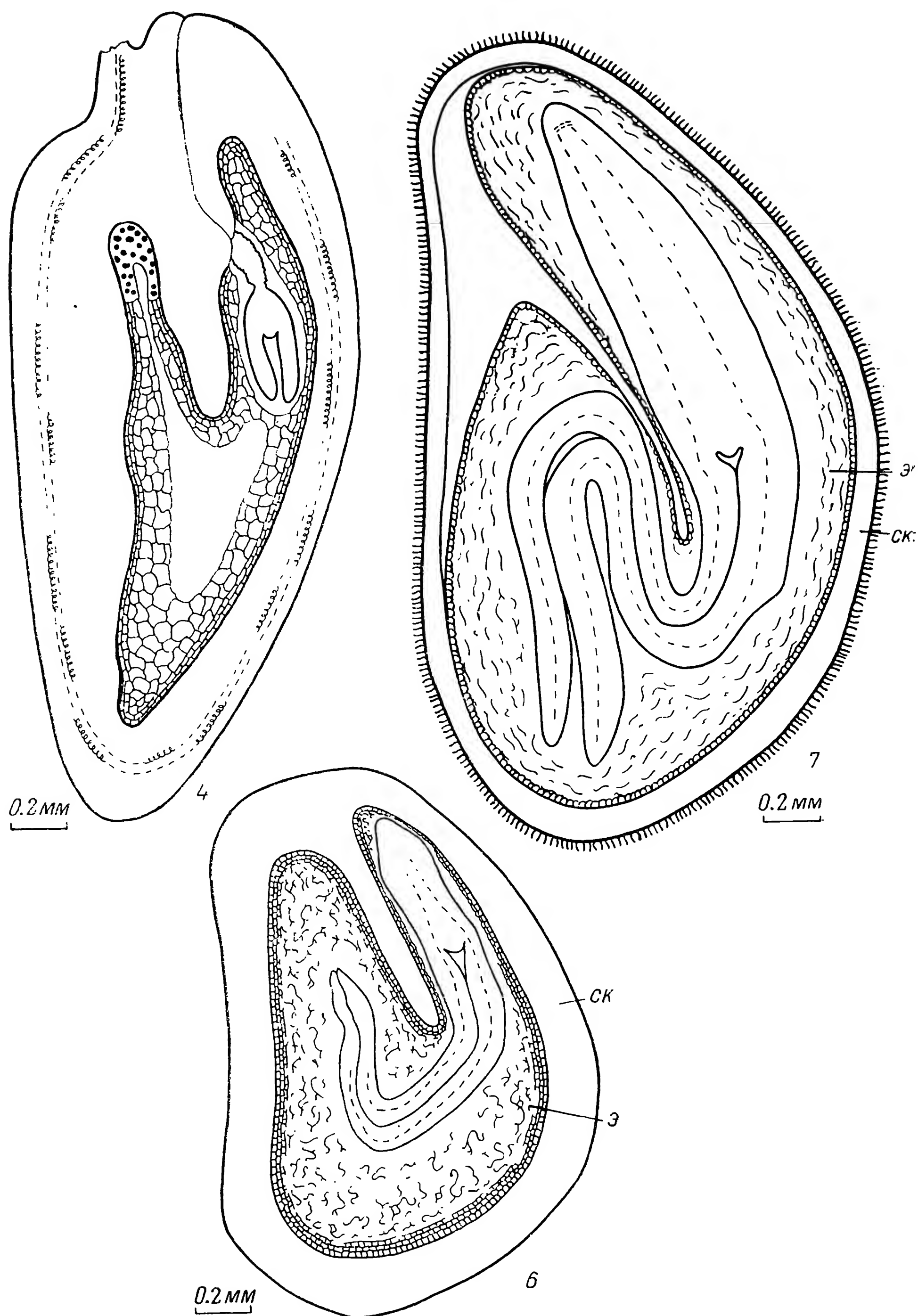


Рис. 3 (*продолжение*).

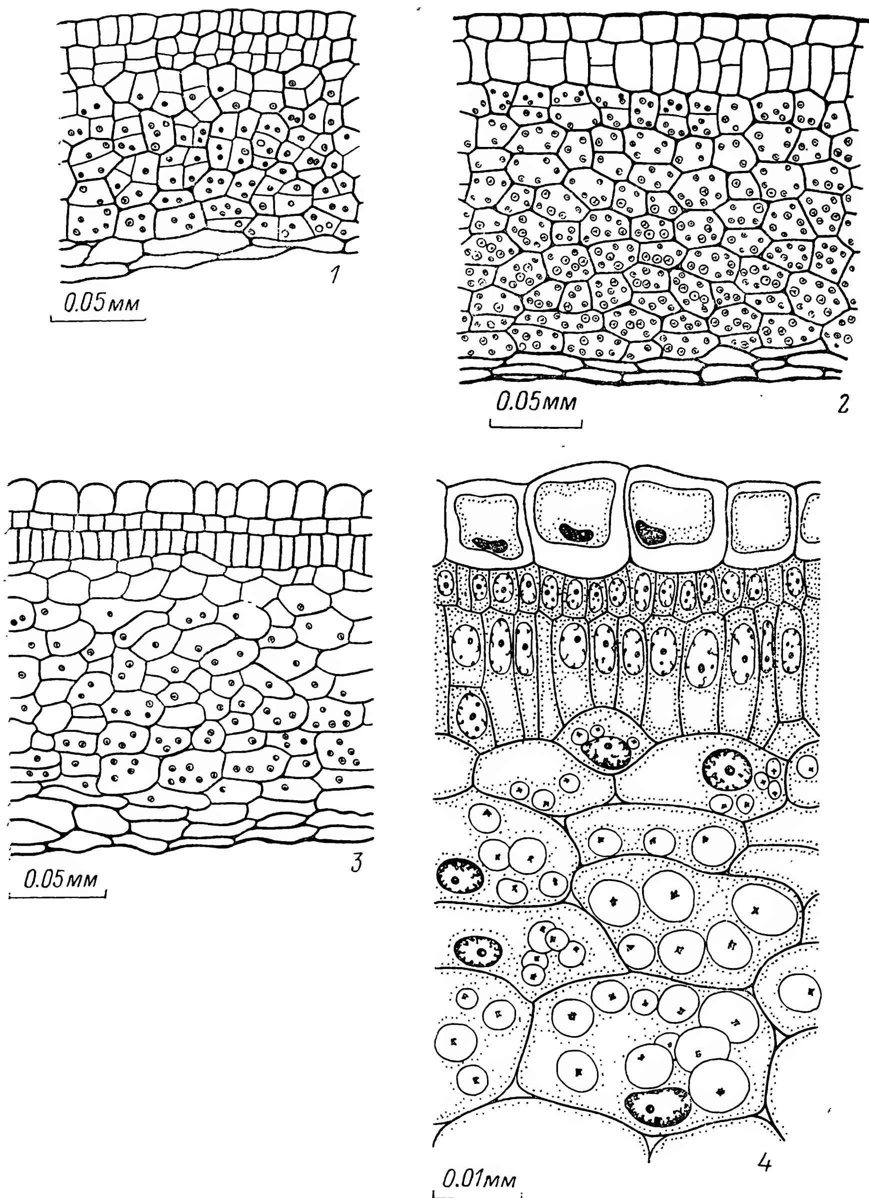


Рис. 4. Развитие семенной кожуры *Convolvulus tauricus* (*1—3*), *C. arvensis* (*4*, *5*), *C. scammonia* (*6*), *C. holosericeus* (*7*).

Фрагменты продольных срезов интегумента с дорзальной стороны средней части семяпочки на разных стадиях развития: *1*, *2* — на стадии зародышевого мешка сформированного (*1*) и оплодотворенного (*2*); *3* — на стадии глобулярного зародыша с развитым подвеском; *4* — зародыша с короткими семядолями; *5—7* — на стадии сформированного зародыша. *э* — эндосперм, *ск* — семенная кожура.

ченных видов крахмальные зерна концентрируются в многослойной паренхиме интегумента, но отсутствуют в эпидерме и субэпидерме (рис. 4, *1—7*). В слоях, окружающих микропиле, они достигают наибольших размеров и более обильны, чем в других частях интегумента (рис. 1, *5—7*; 4, *1—3*). Имеется и видовая специфика в характере распределения крахмала. У *C. scammonia* крахмальные зерна в паренхимных клетках интегумента мелкие и в количестве значительно

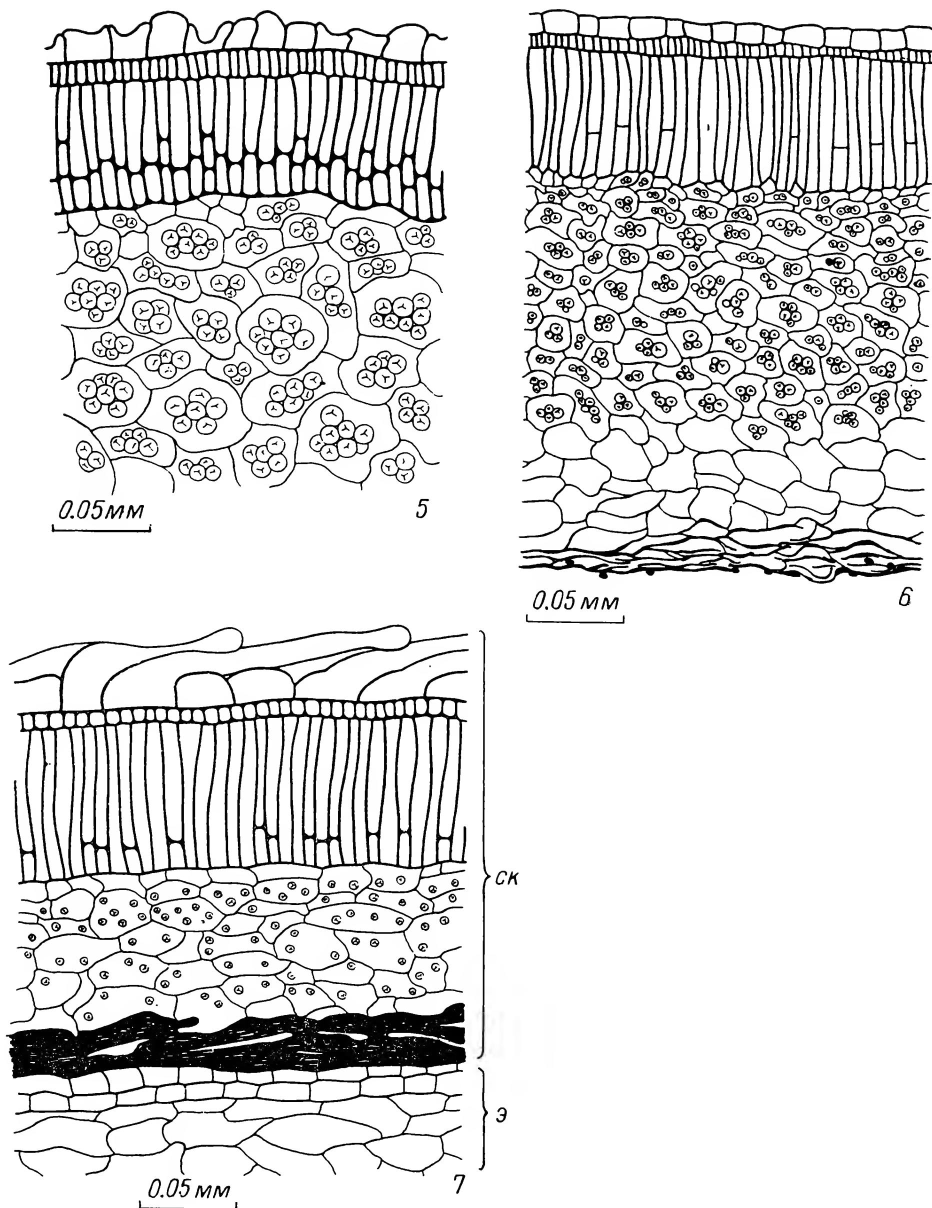


Рис. 4 (*продолжение*).

меньшем, чем у *C. tauricus* и *C. arvensis*; крахмальные зерна у последнего вида наиболее крупные (рис. 4, *5*). Во время развития зародыша и эндосперма толщина паренхимы интегумента постепенно уменьшается за счет разрушения слоев, прилегающих к эндосперму, а в ближайших к нему слоях крахмал полностью исчезает. Крахмал, хотя в значительно уменьшенном количестве, дольше всего сохраняется в периферической зоне паренхимы (рис. 4, *7*).

Кроме интегумента крахмальные зерна наблюдались в яйцеклетке и зиготе вокруг ядра (рис. 1, *7*). После деления зиготы они исчезали и в формирующемся зародыше отсутствовали. В зрелом зародыше имеется запасной крахмал.

Крахмал был обнаружен также в цитоплазме центральной клетки зародышевого мешка (рис. 1, *7*), но во время развития ядерной стадии эндосперма он расходовался. Только после завершения клеткообразования мелкие крахмальные зерна вновь появлялись в клетках микропилярной и халазальной зоны эндосперма, а также во всех его периферических клетках.

В клетках центральной части эндосперма крахмал не обнаружен.

Обсуждение результатов

Проведенное исследование по эмбриологии 4 видов рода *Convolvulus* (*C. arvensis*, *C. scammonia*, *C. holosericeus*, *C. tauricus*) позволяет сделать заключение о том, что не имеется существенных различий между исследованными видами в ходе развития и принципиальных чертах строения семяпочки, зародышевого мешка, эндосперма и семени в целом. Незначительные межвидовые различия имеются в размерах зародышевого мешка и эндосперма при общем сохранении характерной для них формы, в строении интегумента и семенной кожуры, количестве в них запасного крахмала, в строении семядолей зрелого зародыша. Вызывает удивление, что среди довольно широко распространенных представителей рода *Convolvulus* полное эмбриологическое исследование не проводилось ранее ни по одному виду, таким образом, настоящее исследование развития всех структур от заложения семяпочки до образования зрелого семени является первой работой такого рода. Учитывая этот момент и то, что виды *C. scammonia*, *C. tauricus*, *C. holosericeus* изучены впервые, а для *C. arvensis* были дополнены имевшиеся ранее фрагментарные данные, исследование позволило выявить характерные для этих видов эмбриологические признаки, составить эмбриологическую характеристику для рода *Convolvulus* и сравнить ее с данными по другим родам. У видов *Convolvulus* семяпочка анатропного или анакампилотропного типа. Для представителей рода *Ipomoea* описана анатропная семяпочка (Kaur, 1969, 1970; Kaur, Singh, 1970). У некоторых видов рода *Ipomoea* (*I. aquatica*, *I. batatus*, *I. staphyllina*), а также у *Evolvulus alsinoides* париетальная клетка не отделяется, т. е. семяпочки типично тенуинуцеллятные. В то же время у *I. obscura*, *I. hispida* и ряда других образуется париетальная клетка, которая может делиться периклинально. На этом основании семяпочка определена как крассинуцеллятная (Kaur, 1969, 1970, 1981; Kaur, Singh, 1970). У исследованного нами *C. scammonia*, как и у *C. arvensis* (Mathur, 1934), наблюдалось отделение париетальной клетки, нуцеллус на стадии мегаспороцита обычно 2-слойный, но у всех исследованных видов дегенерирует уже на стадии 2-ядерного зародышевого мешка; в зрелой семяпочке отсутствует. В этом случае определение типа нуцеллуса затруднительно. Хотя большинство классификаций нуцеллуса основано на наличии или отсутствии париетальной клетки (Tieghem, 1898; Schnarf, 1927—1929, 1931; Davis, 1966, и др.), однако еще K. Schnarf (1927—1929, 1931) говорил о наличии переходных форм между красси- и тенуинуцеллятным состоянием семяпочки и о первичности крассинуцеллятности. Возможно, по этой причине вопрос о классификации нуцеллуса до сих пор остается дискуссионным (Netolitzky, 1926; Schnarf, 1927—1929, 1931; Davis, 1966). На определенную ограниченность классификации нуцеллуса по признаку париетальной клетки указывал в своей обобщающей работе F. Bouman (1984), который отмечал наличие и других важных признаков, в том числе продолжительность существования нуцеллуса. На наш взгляд, в спорных случаях эти дополнительные признаки могут играть существенную роль. У представителей родов *Ipomoea* и *Convolvulus* разнообразие по признаку наличия или отсутствия париетальной клетки и ранняя дегенерация нуцеллуса может свидетельствовать о процессе становления тенуинуцеллятности. Мы счи-

таем вслед за А. Л. Тахтаджяном (1964 : 137), что семяпочку видов рода *Convolvulus* можно определить как тенуинуцеллятную, учитывая строение и поведение нуцеллуса.

Для представителей сем. *Convolvulaceae* характерен единственный интегумент, который образует длинный микропилярный канал. Многослойный интегумент (15—20 слоев клеток) снабжен сосудистым пучком, который у видов *Convolvulus* и *Ipomoea* заходит в дорзальную часть интегумента, а у *Evolvulus alsinoides* (Govil, 1970) заканчивается в халазе. У представителей рода *Convolvulus* так же, как у *Ipomoea*, эндотелий не дифференцируется, а клетки интегумента, смежные с зародышевым мешком, в процессе развития последнего опустошаются, сплющиваются и постепенно разрушаются. Паренхимные клетки интегумента содержат большое количество крахмала в отличие от его 3 наружных слоев; эпидерма и 2 производных от субэпидермы слоя специализируются характерным образом и сохраняются в зрелом семени наряду с несколькими паренхимными слоями. Эпидерма представлена крупными клетками с гладкой или волнистой наружной стенкой. У *C. holosericeus*, так же как у некоторых видов *Ipomoea* и *Mina lobata* (Kaur, Singh, 1987), образуются эпидермальные волоски. Субэпидерма состоит из небольших толстостенных клеток, содержащих крупное ядро. Глубже лежащий слой состоит из узких радиально вытянутых клеток и образует палисадную склеренхиму. Паренхима интегумента в ходе созревания семени постепенно разрушается, начиная от слоев, прилежащих к эндосперму (Sripleng, Smith, 1960; Kaur, 1969 (1970); Govil, 1971; настоящее исследование).

У *Convolvulus* и *Ipomoea* зародышевый мешок моноспорический, Polygonum-типа. У некоторых видов *Ipomoea* отмечено образование 2 зародышевых мешков в семяпочке (Jos, 1963; Kaur, Singh, 1970; Kaur, 1981). У исследованных нами видов *Convolvulus*, у *Ipomoea obscura* (Kaur, 1969 (1970)), *I. carnea*, *I. sinuta*, *I. purpurea* (Kaur, Singh, 1970) антиподы эфемерные. В отличие от них интактная синергида длительно сохраняется во время эмбриогенеза. В качестве отличительного признака строения синергид у вышеуказанных видов *Ipomoea* отмечены их заостренные базальные концы. Утолщенная оболочка базальной части синергид, имеющая вид массивного колпачка, наблюдавшаяся нами у исследованных видов, не была отмечена ранее в литературе ни у *Convolvulus*, ни у *Ipomoea*.

Развитие эндосперма происходит у представителей исследованных родов по нуклеарному типу, однако только у *Convolvulus* обнаружено образование латерального выроста на ранней стадии развития эндосперма, растущего к основанию фуникулуса (Sripleng, Smith, 1960; настоящее исследование). Наличие такого выроста удается проследить только на дорзовентральных срезах, поэтому остается вероятность его обнаружения и у *Ipomoea*. Характерной особенностью эндосперма на клеточной стадии является диморфизм его клеток: 2—3 периферических слоя мелкоклеточные, а клетки его внутренней области крупные, вакуолизированные. В период роста и созревания зародыша у исследованных нами видов *Convolvulus* происходит разрушение оболочек внутренних клеток эндосперма и образование из них неклеточной массы, что является редкой особенностью. Подобное явление ранее было описано у видов *Cuscuta* (Johri, 1951; Терехин, 1977), но не отмечено у других родов.

Развитие зародыша у представителей сем. *Convolvulaceae* изучено недостаточно полно, что, на наш взгляд, является причиной отнесения его к различным типам эмбриогенеза. Так, эмбриогенез *Ipomoea carnea*, *I. purpurea*, *I. sinuta* отнесен к Fumaria-вариации Caryophyllad-типа (Kaur, Singh, 1970). D. A. Johansen (1950) классифицировал на основе имеющихся литературных данных эмбриогенез *Ipomoea learii*, *I. hederacea* и *Argyreia speciosa* как Myriophyllum-вариацию Caryophyllad-типа, эмбриогенез *Evolvulus alsinoides* как Myosotis-вариацию Chenopodiad-типа, а *Convolvulus arvensis* как Lotus-вариацию Onag-

rad-типа. В результате анализа эмбриогенеза у 4 видов рода *Convolvulus* мы пришли к выводу о соответствии его с Lotus-вариацией Onagrad-типа, что согласуется с трактовкой D. A. Johansen. Общей особенностью эмбриогенеза *Convolvulus* и *Ipomoea* является дифференциация многоклеточного суспензора, развивающегося из клетки *cb* двуклеточного проэмбрио. В морфологии суспензора видов *Convolvulus* и *Ipomoea* имеются некоторые различия. Нами было показано прикрепление суспензора к латеральной стенке зародышевого мешка, контактирующей с интегументом, и искривление оси суспензора в базальном его районе. У видов *Ipomoea* эта особенность не отмечена, но можно предположить, что она будет выявлена на дорсивентральных срезах. Зрелый зародыш у представителей родов *Convolvulus* (настоящее исследование), *Ipomoea* и *Mina* (Kaur, 1969 (1970); Kaur, Singh, 1987) хорошо развит, в нем морфологически различаются корешок, гипокотиль, выпуклый апекс побега и семядоли, обладающие сходными особенностями. Они крупные, зеленые, листоподобные, более или менее расчлененные и складчато сложенные. Степень расчлененности и складчатости различается у разных видов рода *Convolvulus* (Васильченко, 1935; настоящее исследование). У *C. arvensis* и *C. scammonia*, относимых к одной секции *Scandentia*, сходное строение семядолей: они имеют глубокую поперечную складку в средней части и завернутые по продольной оси края. Зародыш *C. holosericeus* из секции *Inermia* отличается от двух предыдущих; его семядоли расчленены почти до основания и ланцетовидные доли имеют поперечную складку в нижней их части. Сравнительный анализ показал, что изученные представители родов *Convolvulus* имеют большое сходство в ходе развития всех структур семяпочки и семени и в их сформированном состоянии с представителями других родов семейства.

На основании изучения структурных особенностей семяпочки и динамики накопления и расходования крахмала у видов *Convolvulus* можно предположительно наметить направления движения метаболитов. Сосудистое снабжение семяпочки имеет характерные особенности. Проводящий пучок проходит по фуникулусу, сросшемуся с вентральной частью интегумента, и продолжается по дорзальной стороне интегумента почти до его вершины. Как было показано, интегумент и халаза богаты запасным крахмалом. Во время формирования и созревания зародышевого мешка между проводящим пучком и халазальной частью зародышевого мешка дифференцируется группа удлиненных клеток, вероятно участвующих в переносе питательных веществ к зародышевому мешку. Кроме того, растущий зародышевый мешок активно абсорбирует питательные вещества непосредственно из ткани интегумента, о чем свидетельствует зона из 3—4 слоев опустошенных и разрушающихся клеток по всему периметру зародышевого мешка. Антиподы у всех исследованных видов, как уже отмечалось, эфемерны и в оплодотворенном зародышевом мешке не обнаружены, следовательно, не могут участвовать в проведении питательных веществ. Эту функцию принимает на себя ценоцитная клетка эндосперма, образующая халазальный и латеральный выросты. Халазальный вырост эндосперма находится вблизи проводящего пучка, проходящего по халазе; он дольше, чем микропилярная часть эндосперма, сохраняет ядерное состояние, и в этот период, вероятно, выполняет гаусториальную функцию, абсорбируя питательные вещества из халазальной части семяпочки. Латеральный вырост направлен к фуникулярной части проводящего пучка. Он функционирует значительно дольше, чем халазальный вырост, сохраняя ядерное состояние вплоть до поздних стадий формирования семядолей зародыша. Очевидно, что через латеральный гаусторий эндосперма обеспечивается поступление питательных веществ в основную часть эндосперма на завершающих стадиях его формирования. К этому времени наблюдается заметное уменьшение количества крахмала в интегументе. Как было показано выше, наибольшее количество крахмала в семяпочке локализовано в микропилярной зоне интегумента. С этой

зоной контактирует яйцевой аппарат зародышевого мешка, а после оплодотворения — интактная синергида, небольшой микропилярный вырост эндосперма и базальная клетка проэмбрио. На стадии глобулярного зародыша этот эндоспермальный вырост становится клеточным и, вероятно, перестает функционировать как гаусторий. Но к этому времени формируется многоклеточный суспензор, который на протяжении длительного периода эмбриогенеза контактирует с микропилярной частью интегумента, богатой крахмалом. Крахмал из этой зоны исчезает полностью ко времени завершения органообразования в зародыше. Эти данные являются косвенным доказательством гаусториальной функции суспензора, что подтверждает выводы других исследователей (Ponzi, Pizzolongo, 1972; Nagl, 1976; Yeung, 1980).

Таким образом, анализ структурных особенностей развивающейся семяпочки и семени и динамики накопления и расходования нерастворимых полисахаридов в связи с этими особенностями позволяет показать последовательность включения различных структур гаметофита и нового спорофита в процесс абсорбции этих веществ из тканей материнского спорофита.

Выражаем искреннюю благодарность сотрудникам Никитского ботанического сада И. В. Голубевой, В. Н. Голубеву и О. А. Киселеву за помощь в сборе материала по *Convolvulus scammonia* и *C. tauricus*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Многосемянодольность у вьюнковых и ее систематическое значение // Сов. ботаника. 1935. № 3. С. 95—102. — *Григорьев Ю. С.* Семейство *Convolvulaceae* // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 19, с. 1—37. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов процноновыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9, № 9. С. 1163—1165. — *Никитичева З. И., Проскурина О. Б.* Семейство *Convolvulaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae*. Л.: Наука, 1987. С. 196—201. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 219 с. — *Bentham G., Hooker I. D.* *Convolvulaceae* // Genera Plantarum. 1876. P. 865—881.— *Bocquet G.* The campylotropous ovule // Phytomorphology. 1959. Vol. 9, N 3. P. 222—227.— *Bouman F.* The ovule // Embryology of Angiosperms. Berlin; Heidelberg: Springer Verlag, 1984. P. 123—157. — *Chan S. C. K., Hillson C. J.* Developmental morphology of the megasporangium and embryogeny in *Ipomoea reptans* Poir. and related species // Bot. Gaz. 1968. Vol. 129, N 2. P. 150—156. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. New York; London; Sydney, 1966. 528 p. — *Engler A., Prantl K.* *Convolvulaceae* // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Tl. 4, Ab. 3a. S. 1—40. — *Govil C. M.* *Convolvulaceae* // Bul. Indian Nat. Sci. Acad. 1970, N 41. P. 246—249. — *Govil C. M.* Morphological studies in the family *Convolvulaceae*. 1. Development and structure of the seed coat // J. Ind. Bot. Soc. 1971. Vol. 50, N 1. P. 32—39. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 2nd ed. Oxford, 1959. Vol. 1. 510 p. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3d ed. Oxford, 1973. 602 p. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham, 1950, 305 p. — *Johri B. M.* Endosperm and embryo development in *Cuscuta reflexa* Roxb. // Curr. Sci. 1951. Vol. 20, N 7. P. 189—191. — *Jos J. S.* The structure and development of seeds in the *Convolvulaceae*: *Ipomoea spp.* // Agra Univ. J. Res-Sci. 1963. Vol. 12, pt. 11. p. 247—260. — *Kaur H.* Structure and development of seed in *Ipomoea obscura* Ker-Gawl. // J. Ind. bot. 1969 (1970). Vol. 48, N 3—4. P. 346—351. — *Kaur H.* Development of female gametophyte in *Ipomoea hispida* Parodi // Curr. Sci. 1981. Vol. 50, N 20. P. 912—913. — *Kaur H., Singh R. P.* Structure and development of seeds in three *Ipomoea* species // J. Ind. bot. Soc. 1970. Vol. 49, N 1—4. P. 168—174. — *Kaur H., Singh R. P.* Development and structure of seed and fruit in some *Convolvulaceae* // Phytomorphology. 1987. Vol. 37, N 2, 3. P. 145—154. — *Kenyan F. M. G.* A morphological and cytological study of *Ipomoea trifida* // Bul. Torr. bot. Cl. 1928—1929. Vol. 55. P. 499—512. — *Mathur K. L.* A note on the presence of parietal cell in the nucellus of the *Convolvulus arvensis* // Curr. Sci. 1934. Vol. 3. P. 160—161. — *Melchior H.* *Convolvulaceae* // A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin, 1964. Bd 2. S. 427—429. — *Nagl W.* Ultrastructural and developmental aspects of autolysis in embryo suspensor // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1976. Bd 89, Hf 2/3. S. 301—311. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermensamen. Berlin, 1926. 365 S. — *Ponzi R., Pizzolongo P.*

The ultrastructure of suspensor cells of *Ipomoea purpurea* Roth. // J. Submicrosc. Cytol. 1972. Vol. 4. P. 199—204. — *Ponzi R.*, *Pizzolongo P.* Ultrastructure of Plastida in the suspensor cells of *Ipomoea purpurea* Roth. // J. Submicrosc. Cytol. 1973. Vol. 5. P. 257—263. — *Ponzi R.*, *Pizzolongo P.* Ultrastructural study of change from free-nuclear to cellular endosperm in *Ipomoea purpurea* Roth. and *Cytinus hypocistis L.* // Giorn Bot. Ital. 1984. Vol. 118, N 3—4. P. 147—154. — *Rao K. V. R.* Gametogenesis and embryogeny in five species of the *Convolvulaceae* // J. Ind. bot. Soc. 1940. Vol. 19. P. 53—69. — *Schnarf K.* Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1927—1929. 417 S. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S. — *Souèges R.* Embryogènie des Convolvulacées. Developpement de l'embryo chez le *Convolvulus arvensis* L. // C. R. Acad. Sci. (Paris). 1937. T. 205, N 18. P. 813—815. — *Sripleng A.*, *Smith F. H.* Anatomy of the seed of *Convolvulus arvensis* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47, N 5. P. 386—392. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rew. 1980. Vol. 46. N 3. P. 294—295. — *Tieghem van P.* Structure des quelques ovules et parti qu'on en peut tirer pour améliorer la classification // J. Bot. 1898. Vol. 12. P. 197—220. — *Yeung E. C.* Embryogeny of Phaseolus: the role of the suspensor // Z. Pflanzenphysiologie. 1980. Bd 96, N 1. S. 17—28.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 2 VI 1988.

SUMMARY

The ovule and seed development of four *Convolvulus* species, *C. arvensis*, *C. holosericeus*, *C. scammonia*, *C. tauricus*, was investigated. Principal similarity in their embryonal development has been established. The ovule is anatropous or anacampylotropous, unitegmic, tenuinucellate. The embryo sac conforms to the Polygonum-type. It was shown that the basal part of synergid wall thickens to form a cap. Three antipodal cells are ephemeral. Endosperm develops according to nuclear type and forms lateral outgrowth with haustorial function. The central part of endosperm consists of large cells, which are destroyed during seed maturation. Embryogeny follows Lotus-variation of Onagrad-type of development. Suspensor is a multicellular structure, and persists for a long period of embryogenesis. The mature embryo bears large green folded cotyledons, their morphology being species-specific. Seed coat formation and starch dynamics during ovule and seed development was investigated.

УДК 575.321 : 582.9

В. С. Чупов

О ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ СРОСТНОЛЕПЕСТНЫХ РАСТЕНИЙ (*SYMPETALAE*) КЛАССА ДВУДОЛЬНЫХ (*MAGNOLIOPSIDA*)

V. S. CHUPOV. ON PHYLOGENETIC INTERRELATIONS OF SOME SYMPETALOUS PLANTS (*SYMPETALAE*) IN DICOTYLEDONS (*MAGNOLIOPSIDA*)

Филогенетическая связь высших *Sympetalae* (*Lamianae*) с представителями надпорядка *Ericanae*, отвергаемая многими современными систематиками, подтверждается наряду с известными данными по строению цветка возможностью построения непрерывного ряда эволюционного преобразования тычинок, начинающегося с тычинок, несущих пыльники на абаксиальной стороне тычиночной нити, и заканчивающегося тычинками с адаксиально расположенными пыльниками. Построение этого ряда невозможно при выведении *Lamianae* от *Rosanae*. Анализ эволюционных рядов развития типов семяпочек, нуцеллусов, степени срастания частей околоцветника, анализ типов андроцея и некоторые, пока еще отрывочные серологические данные не противоречат выведению *Lamianae* от предков, близких к современным *Ericanae*.

Еще в начале прошлого века большинство семейств растений, обладающих цветками со сростнолепестным венчиком, было выделено в группу *Sympetalae*, естественность которой признавалась многими систематиками (Reichenbach, 1828; Dumortier, 1829; Eichler, 1876; Bentham, Hooker, 1876; Engler, Prantl, 1897; Bessey, 1915; Wettstein, 1935).

В начале нашего столетия единство ее стало подвергаться сомнению. H. Hallier (1905, 1912) разделил основную группу семейств со сростнолепестным венчиком на две части: одну — примерно в составе современного надпорядка *Lamianae*, другую — в объеме современного надпорядка *Ericanae*. В работе 1905 г. он связал их с разными группами раздельнолепестных. Первую — с диллениевыми, вторую — с розоцветными. В работе 1912 г. он выводит их двумя независимыми ветвями от *Linaceae* (*Geraniales*). Еще больше раздробил группу *Sympetalae* H. Wernham (1911, 1912). Основной предпосылкой для этого ему послужило представление о том, что в этой группе нет выраженных эволюционных тенденций и все семейства являются уже высокопродвинутыми. Как мы увидим, этот тезис не соответствует действительности, хотя на признаках, рассматриваемых автором — олигомеризация числа частей цветка и приспособление его к энтомофилии — такой вывод сделать можно. Wernham разделил *Sympetalae* на 7 фил, в начале каждой из которых поставил собственных раздельнолепестных предков: 1) *Centrospermae—Primulales*, 2) *Geraniales—Ericales*, 3) *Guttiferales—Ebenales*, 4) *Plantaginales—Contortae—Tubiflorae*, 5) *Calyciflorae—Umbelliflorae*, 6) *Calyciflorae—Passiflorales—Cucurbitales*, 7) *Calyciflorae—Campanulatae*.

Большинство современных систематиков поддерживает вариант системы Hallier (1905) (Кузнецов, 1936; Буш, 1944; Тахтаджян, 1966; Cronquist, 1968, 1980; Hutchinson, 1973; Thorne, 1976; Takhtajan, 1980), но часть сохраняет

группу *Sympetalae* как совокупность родственных таксонов (Попов, 1954; Grant, 1959; Melchior, 1964; Stebbins, 1974). Редкие попытки обосновать единство этой группы на современном уровне знаний не находят признания (Robins, 1945, 1972).

Ранее (Чупов, 1984, 1986) нами были исследованы некоторые тенденции в эволюционном развитии тычинок. Мы пришли к выводу, что первоначально пыльники располагались на недифференцированной пластинчатой тычинке с абаксиальной стороны. В процессе эволюции произошло перемещение их на боковую, а затем на адаксиальную стороны. Параллельно происходила дифференциация тычинки на нить и связник, изменялось место прикрепления тычиночной нити к связнику от базального к дорзальному. При этом возникали эпипельтатные тычинки. При разрастании пыльцевых мешков вниз и вверх и отставании в этом тканей связника формировались стреловидные и Х-образные тычинки, которые явились, видимо, вершиной морфологической эволюции этого органа. В некоторых достаточно редко встречающихся случаях эволюция довольно долго могла идти на основе первоначального абаксиального расположения пыльников. При этом из недифференцированных образовывались не эпи-, а гипопельтатные тычинки с прикреплением нити к брюшной, адаксиальной стороне связника. У однодольных эта возможность эволюции реализована в порядке *Liliales* s. str. (Чупов, 1984). У двудольных ранее гипопельтатных тычинок мы не находили (Чупов, 1986).

Позднее мы обнаружили, что H. Baum и W. Leinfellner (1953) описали гипопельтатные тычинки у *Cobaea scandens* Cav. (представителя сем. *Polemoniaceae*). Поскольку у однодольных признак абаксиального расположения пыльников имел большое систематическое и филогенетическое значение, было интересно более подробно исследовать его и у двудольных. Подобное исследование было нами проведено, и полученные данные представлены в табл. 1. Они дополняют материалы предыдущей работы (Чупов, 1986) за счет таксонов, принадлежащих к надпорядку *Lamianae* и группам его возможного родства.

Из табл. 1 видно, что тычинки с абаксиальными или абаксиальными гипопельтатными пыльниками (обозначены в табл. 1 АБ и АБГ соответственно) встречаются в родах *Cobaea* и *Cantua* сем. *Polemoniaceae*, а также изредка в семействах *Boraginaceae*, *Loganiaceae*, *Spigeliaceae* (?), *Gentianaceae*, т. е. в группе высших *Sympetalae* или *Lamianae*.

Исходя из сказанного об эволюции положения пыльников на тычиночной нити мы полагаем, что изредка встречающееся у представителей *Lamianae* абаксиальное расположение пыльников должно указывать на происхождение этой группы от предков, у которых оно было распространено более широко. Как видно из таблицы, ни *Dilleniales*, ни *Saxifragales* не могут претендовать на эту роль.

Недавно P.-K. Kolbe и J. John (1979) провели фрагментарное серологическое исследование интересующих нас таксонов и, как пишут авторы, «с удивлением» обнаружили серологическое родство *Lamianae* с некоторыми *Ericanae*, в том числе с семействами *Actinidiaceae*, *Ericaceae* и *Primulaceae*. Исследование тычинок у семейств этой группы (см. табл. 1) показало, что в шести из восьми из них встречаются таксоны с абаксиально расположенными на тычиночной нити пыльниками. В четырех из них они имеют преобладающее значение. (Здесь следует отметить, что онтогенез тычинок у представителей сем. *Ericaceae* довольно сложен и сопровождается поворотом в вертикальной плоскости часто срощенного с нитью пыльника на 180°. Вскрывание пыльника у этих таксонов происходит порами на морфологически нижних, повернутых вверх концах пыльцевых мешков, и в таблице в скобках указан не истинный тип вскрывания — порами, а положение хорошо видимой борозды, по которой происходит растрескивание пыльников у представителей других семейств.) У всех исследованных представителей подкласса *Rosidae* тычинки с абаксиально расположенными

ТАБЛИЦА 1

Некоторые особенности строения тычинок двудольных

	Число родов в семействе	Индекс продвинутости (по: Sporne, 1980)	Положение пыльника на тычинке	Положение борозды вскрывания	Место прикрепления тычиночной нити к пыльнику	Относительная длина свободных от связников нижних концов пыльцевых мешков	Относительная длина свободных от связников верхних концов пыльцевых мешков	Дифференцированность тычинок	Подвижность пыльников	Наличие надсвязников
Polemoniales										
Polemoniaceae	18	65								
Cobaeoideae										
Cantua quercifolia Juss.			АБГ	ИЛ	1/2	1/10	0	Д	П	0
C. bicolor Lemaire			АБГ	Л	1/2	1/5	0	Д	П	0
Cobaea scandens Cav.			АБГ	ИЛ	1/2	1/8	0	Д	П	0
C. minor Mart. et Galeotti			АБГ	И	1/4	1/10	0	Д	—	0
Polemonioideae										
Collomia cavanillesii Hook. et Arn.			М	Л	1/4	1/4	0	Д	П	0
C. biflora (D. Don) Brand			АД?	И	1/3	1/3	0	Д	—	0
Gilia achilleifolia Benth.			М	ЛИ	1/4	1/4	0	Д	Н	0
G. aggregata (Pursh) Spreng.			М	И	2/5	2/5	0	Д	П	0
G. gracilis (Dougl.) Hook.			АД?	ЛИ	1/2	1/2	0	Д	П	0
Phlox subulata L.			АД	Л	1/4	1/4	0	Д	П	0
Convolvulaceae	50	60								
Calystegia sepium (L.) R. Br.			АД	ИЛ	1/10	1/10	0	Д	М	0
Convolvulus arvensis L.			АД	ИЛ	1/10	1/10	0	Д	М	0
Hydrophyllaceae	20	58								
Codon royeni L.			АДЭ	И	1/3	1/5	0	Д	П	0
Phacelia hydrophylloides Torr.			АДЭ	—	1/3	1/5	0	Д	П	0
Romanzoffia sitchensis Bong.			АДЭ	И	1/2	0	0	Д	П	0
Loasaceae	15	64								
Blumenbachia hieronia Urb.			М	Л	1/2	1/2	0	Д	П	0
Cajophora coronata Hook.			М	Л	1/5	1/5	1/10	Д	П	0
Scyphanthus grammatocarpus D. Don			М	Л	1/2	1/2	1/3	Д	П	0
Boraginaceae	100	60								
Cordia abyssinica R. Br.			АБГ	И	1/3	1/4	1/10	Д	П	0
Anchusa italica Retz.			АДЭ	ЛИ	1/2	1/10	0	Д	П	0
Pulmonaria obscura Dumort.			АДЭ	И	1/2	0	0	Д	Н	0
Symphytum caucasicum Bieb.			АД	И	1/3	1/3	1/5	Д	П	0
Gentianales										
Loganiaceae	6	61								
Gelsemium elegans Benth.			М	Л	1/6	1/6	0	Д	—	0
G. sempervirens Ait.			АБ	Э	1/6	1/6	0	Д	Н	0
Geniostoma celastrineum Baill.			АД	И	1/4	1/4	0	Д	Н	0
G. cumingianum Benth.			М	И	1/5	1/5	0	Д	Н	0
Labordia hediosmifolia Baill.			АД	ЛИ	1/2	1/2	0	Д	Н	0
Logania angustifolia Sieb.			АД?	ЛИ	2/3	2/3	0	Д	П	0
L. campanulata R. Br.			АД	И	1/4	1/4	0	Д	—	0
Mostuea fuchsiifolia Baker			АБМ	ЛЭ	1/3	1/3	1/5	Д	Н	0
Antoniaceae	4	—								
Antonia ovata Pohl			АД	И	1/2	1/2	0	Д	П	0
Norissa malaccensis Gardn.			М	ИЛ	1/2	1/2	0	Д	П	0
Usteria guinensis Willd.			АД	И	0	0	0	Д	Н	0
Spigeliaceae	4	—								
Mitrosacme cunninghamii Benth.			АБ?	Э?	1/5	1/5	0	Д	Н	0
Mitreola petiolata Torr. et Gray			АДЭ	И	1/3	0	0	Д	—	0
Spigelia anthelmia L.			АД	И	1/4	1/4	0	Д	Н	0

	Число родов в семействе	Индекс продвинутости (по: Sporne, 1980)	Положение пыльника на тычинке	Положение борозды вскрывания	Место прикрепления тычиночной нити к пыльнику	Относительная длина свободных от связников нижних концов пыльцевых мешков	Относительная длина свободных от связников верхних концов пыльцевых мешков	Дифференцированность тычинок	Подвижность пыльников	Наличие надсвязников
Strychnaceae	4	—								
Strychnos axillaris Wall.			АД?	И	1/3	1/3	0	Д	—	0
Lasiostoma sp.			АД	ИЛ	1/6	1/6	0	Д	Н	0
Gentianaceae	70	63								
Gentiana lutea L.			М	Л	1/5	1/5	0	Д	Н	0
G. septemifida Pall.			АБ	ЭЛ	1/3	1/3	0	Д	—	0
Swertia kingii Hook. fil.			АД	И	1/4	1/4	0	Д	П	0
Apocynaceae	200	57								
Rauwolfia serpentina (L.) Benth.			АДЭ	И	1/2	1/3	0	Д	П	0
Menyanthaceae	5	69								
Nymphoides peltata (S. G. Gmel.) O. Kuntze			АД	ЛИ	1/6	1/6	0	Д	Н	0
Oleales										
Oleaceae	63	62								
Forsythia ovata Nakai			АД	Э (!)	1/3	1/4	0	Д	П	0
Jasminum wallichianum Lindl.			АДЭ	И	1/7	1/10	0	Д	П	0
Syringa villosa Vahl			АДЭ	Л	2/3	1/3	1/10	Д	Н	0
Dipsacales										
Caprifoliaceae	64	60								
Abelia grandiflora (André) Rehndl.			АДЭ	И	1/2	1/3	0	Д	П	0
Lonicera alpigena L.			АДЭ	И	1/5	1/7	0	Д	Н	0
Sambucus racemosa L.			АБ?	Э	1/3	1/3	1/3	Д	Н	0
Weigela florida (Bunge) A. DC.			АДЭ	И	1/3	0	0	Д	Н	0
Dipsacaceae	10	94								
Succisa pratensis Moench.			АДЭ	Э	1/2	2/5	1/20	Д	П	0
Valerianaceae	13	83								
Centranthus angustifolius DC.			АД	И	1/2	1/2	1/10	Д	П	0
Valeriana officinalis L.			АД	ИЛ	1/2	1/2	1/3	Д	П	0
Cunoniales										
Cunoniaceae	26	40								
Cunonia pulchella Bronq. et Gris.			АД	И	1/3	1/3	0	Д	П	0
Pancheria alaternoides Brongn.			М	ЛИ	2/3	2/3	0	Д	—	0
Spiraeanthemum katakato Seem.			АДЭ	ЛИ	2/3	1/2	1/4	Д	П	0
Eucryphiaceae	1	35								
Eucryphia cordifolia Cav.			АД	ИЛ	1/2	1/2	0	Д	П	0
Brunelliaceae	1	43								
Brunellia equadorensis Cuatrec.			АД	И	1/3	1/3	0	Д	П	0
Escalloniaceae	17	—								
Escallonia serrata Smith.			АБ?	ЛИ	1/3	1/3	1/5	Д	Н	0
E. rubra (Ruitz et Pav.) Pers.			АД	И	1/3	1/3	0	Д	Н	0
E. virgata (Ruitz et Pav.) Pers.			АД?	ЛИ	1/5	1/5	0	Д	Н	0
Forgesia borbonica Commers.			АД	И	1/3	1/3	0	Д	Н	0
Taxa incertae sedis *										
Polyosma alandiacea F. Muell.			АД	И	0	0	0	Н	Н	+
P. bracteosa Stapf			АД	И	0	0	0	Н	Н	+

* Род *Polyosma* обычно сближается с сем. *Escalloniaceae*, однако A. Duchaigne, A. Chalard (1956) отмечают у его представителей чрезвычайно архаичное строение древесины, позволяющее сближать его с примитивными апокарпными двудольными. Тычинки рассмотренных представителей этого рода при сравнении с тычинками предполагаемых родственных таксонов также выделяются своим примитивным, грубым обликом — они палочковидные, очень слабо дифференцированные, имеют хорошо выраженный надсвязник. Систематическое положение рода *Polyosma* требует уточнения.

	Число родов в семействе	Индекс продвинутости (по Sporne, 1980)	Положение пыльника на тычинке	Положение борозды вскрывания	Место прикрепления тычиночной нити к пыльнику	Относительная длина свободных от связников нижних концов пыльцевых мешков	Относительная длина свободных от связников верхних концов пыльцевых мешков	Дифференцированность тычинок	Подвижность пыльников	Наличие надсвязников
P. integrifolia Bl.			АД	И	0	0	0	Н	Н	+
Grossulariaceae	1	—								
Ribes aureum Pursh			АДЭ	ЛИ	1/4	1/10	0	Д	П	0
R. spicatum Robson			М	Л	1/5	1/5	1/5	Д	П	0
Hydrangeaceae	19	—								
Deutzia taiwanensis (Maxim.) C. K. Schneid.			МТ	Л	1/2	1/2	1/5	Д	—	0
Dichroa febrifuga Lour.			М	Л	1/5	1/5	1/5	Д	Н	0
Montiniaceae	2	—								
Montinia acris L. fil.			АД?	Л	1/3	1/3	0	Д	—	0
Pittosporaceae	9	63								
Billardiera cymosa F. Muell.			АДЭ	И	1/2	1/3	0	Д	П	0
B. longiflora Labill.			АДЭ	И	1/3	1/4	0	Д	П	0
Bursaria spinosa Cav.			АД?	И	1/2	1/2	0	Д	П	0
Cheiranthera linearis A. Cunn.			АД	ЛИ	1/10	1/10	0	Д	СП	0
Hymenosporum flavum (Hook.) F. Muell.			М	ЛИ	1/4	1/4	0	Д	П	0
Marianthus candidus Hueg.			АДЭ	И	1/2	1/3	0	Д	П	0
M. pictus Lindl.			АДЭ	И	1/2	1/4	0	Д	П	0
Pittosporum acacioides A. Cunn.			АД	ЛИ	1/4	1/4	0	Д	Н	0
P. bicolor Hook.			АД	И	1/3	1/3	0	Д	П	0
Pronaya elegans Hueg.			АДМ	Л	1/4	1/4	0	Д	П	0
Sollya angustifolia Lindl.			АД	И	1/6	1/6	0	Д	Н	0
S. heterophylla Lindl.			АДЭ	И	1/6	1/7	0	Д	П	0
Bruniaceae	12	54								
Bercelia callunordis Oliv.			АД	И	1/2	1/2	0	Д	П	0
Saxifragaceae	35	48								
Bergenia crassifolia (L.) Fritsch			МТ	ЛИ	—	—	—	Д	—	0
Saxifraga cespitosa L.			АДЭ	Л	1/2	1/3	0	Д	П	0
Ericales										
Actinidiaceae	3	45								
Saurauia aspera Turcz.			АБ	Э	2/3	2/3	0	Д	П	0
Actinidia callosa Lindl.			АБГ	Э	1/2	1/3	0	Д	П	0
Ericaceae	100	45								
Gaultheria shallon Pursh			АБ	Л	1/3	1/3	0	Д	Н	0
Pyrola rotundifolia L.			АБ	Л	1/7	1/7	0	Д	Н	0
Ebenales										
Lissocarpaceae	1	58								
Lissocarpa benthami Gürke			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
Ebenaceae	7	45								
Euclea ovata Burchell			М	И	0	0	0	Н	Н	+
Diospyros affinis Thw.			М	Л	0	0	0	Н	Н	+
Maba maingayi Hiern			М	Л	0	0	0	Н	—	+
M. nigrescens Dalz.			М	Л	0	0	0	Д	Н	0
Sapotaceae	60	50								
Calocarpum mammosa (L.) Pierre			АБ	ЛЭ	1/3	1/3	0	Д	П	0
Isonandra wightiana DC.			АБГ	Э	1/3	1/4	0	Д	—	0
Palangium bataanense Merr.			АБГ	ЭЛ	1/5	1/6	0	Д	Н	0
Payena endertii H. Lam			АБГ	Э	1/5	1/6	0	Д	П	0
Richardella macrophylla (Lam.) Oubr.			АБГ	ЛИ	1/10	0	0	Д	П	0
Sersalisia obovata R. Br.			АБГ	Л	1/10	0	0	Д	П	0

	Число родов в семействе	Индекс продвинутости (по: Sporne, 1980)	Положение пыльника на тычинке	Положение борозды вскрывания	Место прикрепления тычиночной нити к пыльнику	Относительная длина свободных от связников нижних концов пыльцевых мешков	Относительная длина свободных от связников верхних концов пыльцевых мешков	Дифференцированность тычинок	Подвижность пыльников	Наличие надсвязников
Primulales										
Theophrastaceae	4	56								
Deherania cubensis C. Mez			АБ?	Э	1/10	1/10	0	Д	—	0
D. smaragdina Dcne.			АБ?	Э	1/2	1/2	0	Д	Н	0
Myrsinaceae	38	53								
Ardisia wallichiana A. DC.			МТ	ЛИ	—	—	—	Д	—	0
Jacquinia aculeata (L.) C. Mez			АБ?	Э	1/5	1/5	0	Д	Н	0
Maesia hupehensis Rehd.			АД	И	1/4	1/4	1/4	Д	Н	0
Primulaceae	30	59								0
Anagallis arvensis L.			АДЭ	И	1/5	1/10	0	Д	П	0
Lysimachia nummularia L.			АДЭ	И	1/4	1/10	0	Д	Н	0
Primula elatior (L.) Hill			АДЭ	ЛИ	1/5	1/8	0	Д	Н	0
P. denticulata Smith			АДЭ	ЛИ	1/5	1/5	0	Д	—	0
Dilleniales										
Dilleniaceae	18	37								
Acrotrema arnotlianum Wight.			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
Dillenia pentagyna Roxb.			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
D. philippinensis Rolfe			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
Hibbertia acicularis F. Muell.			М	Л	0	0	0	Д	Н	0
H. amplexicaulis Steud.			М	Л	0	0	0	Д	Н	0
Pachynema dilatatum Benth.			АД	И	0	0	0	—	Н	0
Tetracera riedeliana Eichl.			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
Schumacheria alnifolia Hook. fil.			М	Л	0	0	0	Н	Н	+
Paeoniales										
Paeoniaceae	1	37								
Paeonia tenuifolia L.			М	Л	0	1/20	0	Д	Н	0
P. moutan Sims.			М	Л	0	1/20	0	Д	Н	0
Theales										
Ochnaceae	28	43								
Elvasia quinquefolia Spruce			М	Л	0	0	0	Н	Н	0
Lophira alata Banks			М	Л	0	0	0	Д	Н	0
Ochna atropurpurea DC.			АД	ЛИ	0	0	1/10	Д	Н	0
Theaceae	29	40								
Camellia japonica L.			АДЭ	И	1/2	1/5	0	Д	П	0
Geraniales										
Linaceae	12	50								
Hugonia acuminata Engl.			АДЭ	И	1/3	1/5	0	Д	П	0
H. ferruginea Wight et Arn.			АДЭ	И	1/3	1/5	0	Д	П	0
Linum usitatissimum L.			М	Л	1/3	1/3	0	Д	П	0
Reinwardtia tetragyna Planch.			М	Л	1/2	1/2	0	Д	П	0
Erythroxylaceae	4	47								
Erythroxylon citrifolium L. Hil.			АБ	Л	1/10	1/10	1/10	Д	П	0
Oxalidaceae	5	48								
Oxalis acetosella L.			АД?	ИЛ	1/3	1/3	1/5	Д	П	0
Geraniaceae	9	53								
Balbisia verticillata Cav.			М	Л	1/20	1/20	0	Д	П	0
Geranium palustre L.			АДЭ	И	3/5	1/20	0	Д	П	0
Pelargonium odoratissimum Ait.			АДЭ	ИЛ	1/3	0	0	Д	П	0
P. tomentosum Jacq.			АДЭ	ИЛ	1/3	0	0	Д	П	0
Vivania petiolata Hook.			М	Л	1/4	1/4	0	Д	П	0
Wendtia gracilis Hook.			АБ	Э	1/4	1/4	0	Д	П	0

	Число родов в семействе	Индекс продвинутости (по: Sporne, 1980)	Положение пыльника на тычинке	Положение борозды вскрывания	Место прикрепления тычиночной нити к пыльнику	Относительная длина свободных от связников нижних концов пыльцевых мешков	Относительная длина свободных от связников верхних концов пыльцевых мешков	Дифференцированность тычинок	Подвижность пыльников	Наличие надсвязников
Balsaminaceae	2									
Impatiens parviflora DC.			АДЭ	И	1/3	1/4	0	Д	Н	0
Tropaeolaceae	2	63								
Tropaeolum sp.			МТ	ЛИ	—	1/10	0	Д	—	0
Limnanthaceae	2	58								
Florekea douglasii (R. Br.) Baill.			АДЭ	И	1/2	0	0	Д	П	0
Rutales										
Zygophyllaceae	28	55								
Peganum harmala L.			АДЭ	ЛИ	1/10	1/20	0	Д	П	0
Tetradiclis tenella (Ehrenb.) Litv.			АД	ИЛ	1/4	1/4	1/10	Д	П	0

Примечание. Положение пыльника на тычинке: АБ — абаксиальное, АБГ — абаксиальное гипопельтатное, АБМ — абаксиально-маргинальное, М — маргинальное, МТ — маргинальное *Tulipa*-типа, АД — адаксиальное, АДЭ — адаксиальное эпипельтатное. Положение борозды вскрывания: И — интрорзное, Л — латрорзное, Э — экстрорзное, ИЛ — интрорзно-латрорзное. Место прикрепления пыльников к нити: 0 — прикреплен в основании, 1/3 — пыльник прикреплен на расстоянии 1/3 от нижнего конца и т. д. Д — тычинка ясно разделена на нить и пыльник; Н — тычинка не имеет ясно выраженной нити, уплощенная, б. м. лентовидная: П — пыльники подвижные, Н — пыльники неподвижные, СП — пыльники слабо подвижные: наличие надсвязников обозначено знаком «+», отсутствие — 0. Знак «—» во всех столбцах указывает, что состояние признака установить не удалось.

пыльниками отсутствуют (см. табл. 1 и данные предыдущей работы — Чупов, 1986).

Таким образом, анализ эволюционных преобразований тычинок показывает, что *Ericanae* могут быть группой, близкой к предкам *Lamianae*, в то время как представители *Rosidae* вряд ли могут претендовать на эту роль.

Достоверность данного вывода будет зависеть от того, является ли данный эволюционный ряд обратимым или нет. Мы не можем сказать, что указанное нами направление эволюции положения пыльника на тычинке абсолютно необратимо. Так, не исключено, что возвратом признака можно объяснить абаксиальное расположение пыльников в роде *Liriodendron* — одном из наиболее продвинутых, по данным морфологии, анатомии древесины, палинологии и эмбриологии (Ozenda, 1949; Agababijan, 1973; Bouman, 1977; Gottward, 1977), родов сем. *Magnoliaceae*. В остальных родах этого семейства встречается только маргинальное или адаксиальное положение пыльников. Однако данный пример является скорее исключением, чем правилом, а спорадическая встречаемость абаксиального расположения пыльников в отдельных родах различных семейств *Lamianae* говорит скорее о закономерном явлении окончательного исчезновения данного состояния признака на вершине рассматриваемой филогенетической ветви. Об этом же говорит и то, что абаксиальное расположение пыльников характерно для наиболее примитивных родов семейств *Lamianae*: *Cobaea* и *Cantua* в сем. *Polemoniaceae* (Grant, 1959), *Cordia* из *Boraginaceae*, роды *Gelsemium* и *Mostuea* из трибы *Gelsemieae* — одной из примитивных триб сем. *Loganiaceae* (Тахтаджян, 1987).

Следующим важным систематическим признаком, который может указывать на единство спайнолепестных, является способ развития андроцея. Известны два типа его развития: первичный центростремительный и производный центробежный (Corner, 1946; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964). Этому признаку придается большое систематическое значение. На нем основано разделение подклассов *Dilleniidae* и *Rosidae*, сближение *Paeoniales* и *Dilleniales*.

Центробежно развивающийся андроцей в настоящее время известен в семействах *Winteraceae*, *Aizoaceae*, *Cactaceae*, *Capparaceae*, *Bixaceae*, *Dilleniaceae*, *Paeoniaceae*, *Theaceae*, *Hypericaceae*, *Loasaceae*, *Actinidiaceae*, *Lecythidaceae*, *Malvaceae* (Имс, 1964); судя по наличию противолепестковых пучков тычинок, он вероятен у *Flacourtiaceae*. Как видно, основное ядро таксонов с центробежным андроцеем составляют семейства подкласса *Dilleniidae*. В частности, он обнаружен у многотычиночных *Ericanae* (*Actinidiaceae*). Большинство *Lamianae* имеют только один круг тычинок, и определить тип андроцея у них нельзя. Но в последнее время как на основании традиционных методов (Тахтаджян, 1966, 1987; Takhtajan, 1980; Dahlgren, 1980), так и данных серологического исследования (Kolbe, John, 1979, 1980) с надпорядком *Lamianae* сближается порядок *Loasales*. У многотычиночных представителей этого порядка и установлено развитие андроцея по центробежному типу.

Не исключено, что этот же тип андроцея существовал и у более близких предков надпорядка *Lamianae*. Так, у представителей родов *Cobaea* и *Cantua* были обнаружены проводящие пучки, идущие к долям нектароносного диска (Dawson, 1936). Этот факт можно рассматривать как указание на то, что андроцей предков этих родов мог быть обдиплостемонным и развитие его центробежным.

Рассмотрим еще некоторые важные в систематическом отношении признаки. Распределение их представлено в табл. 2, составленной на основании сводок В. А. Поддубной-Арнольди (1982) и А. Л. Тахтаджяна (1966). Система принята по работе Takhtajan (1980), но с сохранением мелких семейств, принятых в более ранней книге (Тахтаджян, 1966).

Как уже указывалось выше, основными претендентами на роль предков *Lamianae* кроме *Ericanae* являются семейства *Geraniaceae*, *Linaceae*, порядок *Saxifragales*, особенно подпорядки *Pittosporinae* или *Saxifraginae* (Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 1980). Мы будем анализировать эти группы в масштабах соответствующих порядков. Направления развития эволюционных рядов признаков достаточно хорошо установлены. Эволюция семяпочек идет от двупокровности к однопокровности и от крассинуцеллятности к тенуинуцеллятности. Эти направления эволюции одно время вызывали сомнения, но сейчас большинство эмбриологов пришли к выводу о правильности указанных выше представлений (Dahlgren, 1975; Sundara Rajan, 1976; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978). Число частей цветка эволюционирует в основном в сторону олигомеризации, а их состояние — в сторону объединения.

Как видно из данных табл. 2, семейства надпорядка *Lamianae* характеризуются однопокровной тенуинуцеллятной семяпочкой. *Ericanae* более примитивны по этим признакам. Около четверти семейств этого надпорядка обладают двупокровной семяпочкой. Еще ближе к примитивному типу представители *Saxifragales*, у которых около 2/3 семейств имеют двупокровную семяпочку и 1/2 — тенуинуцеллятную. Оба эти порядка по уровню продвинутости эмбриологических признаков могут претендовать на роль группы, близкой к предкам *Lamianae*. Меньше всего для этой роли подходит *Geraniales* — слишком велик разрыв между большой массой семейств *Lamianae*, обладающих только однопокровной семяпочкой при почти исключительной тенуинуцеллятности, и *Geraniales*, 9/10 семейств которых имеют двупокровную семяпочку и более половины — крассинуцеллятны. Аналогичные отношения между *Lamianae*, *Ericanae*, *Saxifragales* и *Geraniales* существуют по признакам числа кругов тычинок и стаминодиев и срастания листочков околоцветника внутреннего круга, т. е. и по этим призна-

кам *Saxifragales* и *Ericanae* могут с одинаковой долей вероятности рассматриваться как предки *Lamianae*, а *Geraniales* — как наименее подходящий на эту роль таксон. Несколько меньше отличается *Geraniales* от остальных групп по степени срастания чашелистиков. Такой признак, как число тычинок в одном круге андроцея, видимо, следует рассматривать как структурную особенность группы, а не как признак уровня развития. По этому признаку *Lamianae* наиболее близки к *Ericanae*. В обоих таксонах 4 тычинки встречаются более чем у половины семейств. В порядке *Saxifragales* лишь 4 семейства из 20 имеют по 4 тычинки в круге, а в *Geraniales* — 1—2 из 14. Следует отметить, что некоторые семейства порядка *Solanales* — *Bignoniaceae*, *Solanaceae*, *Pedaliaceae*, *Martyniaceae* — имеют кроме двух, четырех фертильных тычинок в круге еще стаминодии, дополняющие число органов до пяти. У *Ericanae*, кажется, такого явления не наблюдается. Видимо, это может быть объяснено некоторой гетеробатмией надпорядков, так как по большинству других признаков *Ericanae* более примитивны, чем *Lamianae*. Тенденция к 4-мерному плану строения околоцветника примерно одинаково характерна для *Ericanae*, *Lamianae* и *Saxifragales* (1/4—1/5 часть семейств). *Geraniales* и по этому признаку является наиболее отличающейся группой. По числу плодолистиков, составляющих гинецей, и по типу листорасположения (супротивному) *Saxifragales* более сходен с *Lamianae*, а *Ericanae* и *Geraniales* отличаются от них примерно в одинаковой степени. По частоте встречаемости эндоспермальных гаусториев *Lamianae* наиболее близки к *Ericanae*, в меньшей степени с ними сходны *Geraniales*.

Таким образом, на существование филогенетической связи *Ericanae*—*Lamianae* указывают:

ТАБЛИЦА 2

Распределение некоторых эмбриологических и морфологических признаков среди семейств *Sympetaae*

	Число семейств в таксоне	Индекс продвинутости (по: Sporne, 1980)	Число семейств *Sympetalae*, для которых известны																								
			семяпочка				гаусторий			околоцветник			число фертильных тычинок в круге			число кругов тычинок и стаминодиев			число плодолистиков			чашелистики		лепестки		листорасположение	
			двупокровная	однопокровная	крассинуцеллятная	тенуинуцеллятная	эндоспермальный	подвесочный	семядольный	трехмерный	пятимерный	четырехмерный	3	5	4	3 и более	2	1	5 и более	3	2	сросшиеся	свободные	сросшиеся	свободные	супротивное	очередное
Lamianae	43	62	0	38	2.5	36	20	5	0	1	34	7	0.5	19	20	1.5	1	38.5	4	1	38	35	6.5	43	0.5	31	13.5
Ericanae	20	50	4.5	13.5	0	18	8	0	3	2	12	5	2.5	8	5	3	10.5	6.5	8	6	2	11	9	15	5	2	18
Saxifragales	27	50	8	5	6.5	6.5	2.5	1	5	2.5	15	5.5	2.5	13.5	4	2	12	7	7.5	1	8.5	12	2	4	5	5.5	11.5
Geraniales	15	53	8	1	5	4	4	3	0	0	13	(3)	0.5	11.5	1.5	1	11	1.5	8	4	1.5	4	6	(1)	11	2.5	9.5

Примечание. В скобках указано число семейств, в которых данное выражение признака встречается редко, как исключение.

возможность построения последовательного ряда эволюционных преобразований тычинок, наличие в обеих группах центробежного типа андроцея, преобладание в обеих группах эндоспермальных гаусториев, повышенная тенденция к формированию четырехтычиночного круга андроцея. Рассмотренные признаки, указывающие на уровень эволюционного развития таксонов (число покровов и тип семяпочек, число кругов тычинок и стаминодиев, частота встречаемости сростнолепестных покровов цветка), как и общий индекс продвинутости, высчитанный K. Sporne (1980), не противоречат установлению подобной связи.

В пользу установления связи *Saxifragales—Lamianae* можно привести два признака: супротивный тип листорасположения и склонность к образованию двумерного гинецея, но невозможность построения эволюционного ряда развития тычинок делает подобную связь маловероятной.

На возможность связи *Lamianae* и *Geraniales* указывают некоторые систематики, анатомы, эмбриологи (Hallier, 1912; Bessey, 1915; Dawson, 1936; Козо-Полянский, 1965; Kapil et al., 1968; Hutchinson, 1973). Как было показано выше, близкое родство этих таксонов маловероятно. Анализируя уровни продвинутости, мы можем отметить, что рассмотренные эмбриологические признаки и признаки строения цветков у *Geraniales* более примитивны, чем у *Lamianae*, но по общему индексу продвинутости эти таксоны примерно равны. Видимо, этот уровень достигается за счет эволюции других структур. Наличие общих эмбриологических признаков (Kapil et al., 1968; Поддубная-Арнольди, 1982), сходство в васкуляризации цветков (Dawson, 1936) и изредка встречающееся абаксиальное расположение пыльников можно рассматривать как указание на некоторое родство, но не непосредственно с группой *Lamianae*, а с предками всей группы *Sympetalae*. Имеющиеся предположения о тесной связи *Geraniales* с *Polemoniales* объясняются узостью круга исследованных таксонов. Ни в одной из указанных работ представители *Ericanae* не рассматривались.

Серологические работы (Kolbe, John, 1979, 1980) показывают, что наряду с *Ericanae* в качестве предков *Lamianae* могли бы быть рассмотрены и некоторые другие *Dilleniidae*, но отсутствие у них эндоспермальных гаусториев, абаксиальных пыльников делают их прямую связь маловероятной. Скорее всего *Sympetalae* и остальные *Dilleniidae* — группы бокового родства, развившиеся от одного корня.

Анализируя более отдаленные связи, было бы интересно рассмотреть представителей *Cucurbitales*. На их близость к группе *Sympetalae* указывают данные старых серологических работ (Alexant, 1922), наличие у некоторых из них экстрорзных пыльников, некоторое сходство в опушении (Cronquist, 1980).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. Курс систематики высших растений. 2-е изд. М.: ГУПИ, 1944. 582 с. — *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 479 с. — *Козо-Полянский Б. М.* Курс систематики высших растений. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1965. 407 с. — *Кордюм Е. Л.* Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 220 с. — *Кузнецов Н. И.* Введение в систематику цветковых растений. 2-е изд. Л.: ОГИЗ, 1936. 456 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 352 с.— *Попов М. Г.* Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции // Бот. журн. 1954. Т. 39, № 6. С. 867—881. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Чупов В. С.* Положение семейства *Liliaceae* s. str. (подсемейство *Lilioideae* семейства *Liliaceae* s. lato) в системе. Анализ признаков // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1451—1461. — *Чупов В. С.* Некоторые особенности эволюции тычинок и жилкования листочков околоцветника // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 323—333. — *Agababijan V. Sh.* Pollen morphology of the family *Magnoliaceae*. // Grana. 1973. Vol. 12, N 3. P. 166—176. — *Alexant W.* Sero-diagnostische Untersuchungen über die Ver-

wandschaften innerhalb der Sympetalen // Bot. Arch. 1922. Bd 1, N 3. S. 129—154. — *Baum H.*, *Leinfeller W.* Die ontogenetischen Abänderungen des diplophyllen grundbaues der Staubblätter // Österr. Bot. Zeitschr. 1953. Bd 100, Hf 1—2. S. 91—135. — *Bentham G.*, *Hooker J. D.* Genera plantarum. Londini: Reeve and C°, 1876. Vol. 2. 1279 p. — *Bessey C. E.* The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Miss. Bot. Gard. 1915. Vol. 2, N 1. P. 109—164. — *Bouman F.* Integumentary studies in the *Polycarpicae*. 4. *Liriodendron tulipifera* L. // Acta Bot. Neerl. 1977. Vol. 26, N 3. P. 213—223. — *Corner E. J.* Centrifugal stamens // J. Arnold Arbor. 1946. Vol. 27, N 3. P. 423—437. — *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. London: Nelson, 1968. 396 p. — *Cronquist A.* An intergrated system of classification for flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1980. 1262 p. — *Dahlgren R.* The distribution of characters within an angiosperm system. I. Some embryological characters // Bot. Notis. 1975. Vol. 128, N 1. P. 181—197. — *Dahlgren R.* A revised system of classification of the angiosperms // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 80, N 2. P. 91—124. — *Dawson M. L.* The floral morphology of the *Polemoniaceae* // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23, N 7. P. 501—510. — *Duchaigne A.*, *Chalard A.* Contribution a l'etude des nouvelles especies indochinoise de *Polyosma.* (Saxifragacees au sens large, Escalloniacees des nouvelles classifications) // Bull. Soc. Bot. France. 1956. T. 103, N 9—10. P. 582—586. — *Dumortier B.-C.* Analyse des familles des plantes. Tournay : Casterman, 1829. 104 p.— *Eichler A. W.* Syllabus der Vorlesungen über Phanerogamenkunde. Kiel, 1876. 36 S. — *Engler A.*, *Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Tl 4, Abt. 1—2. Leipzig : Engelmann, 1897. 310 S. — *Gottward H.* The anatomy of secondary xylem and the classification of ancient dicotyledons // Plant Syst. Evol. 1977. Suppl. 1. P. 111—121. — *Grant V.* Natural history of the *Phlox* family. Hague : Niyhoff, 1959. Vol. 1. 280 p. — *Hallier H.* Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Tubifloren und Ebenalen, den polyphyletischen Ursprung der Sympetalen und Apetalen und die Anordnung der Angiospermen überhaupt. 1905. 100 S. — *Hallier H.* L'origine et la systeme phylogenetique des angiospermes exposes a l'aide de leur arbre généalogique // Arch. Neerl. 1912. Ser. 2. Vol. 1. P. 146—234. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants. 3 ed. Oxford : Clarendon Press, 1973. 968 p. — *Kapil R. N.*, *Rustagi P. N.*, *Rukmani V. A.* A contribution to the embryology of *Polemoniaceae* // Phytomorphology. 1968. Vol. 18, N 3. P. 403—409. — *Kolbe P.-K.*, *John J.* Serologische Untersuchungen zur Systematik der *Violales* // Bot. Jahrb. Syst. 1979. Bd 101, N 1. S. 3—15. — *Kolbe P.-K.*, *John J.* Serology and systematics of the *Ebenales* and the *Theales* // Biochem. Syst. Ecol. 1980. Vol. 8, N 3. P. 249—256. — *Melchior H.* Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. 12 Aufl. Bd 2. Berlin-Nikolasseen: Bornträger, 1964. 666 S. — *Ozenda P.* Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques // Ecole Normale Superieure. Publ. Lab. biologie. 1949. T. 2. P. 1—3. — *Reichenbach H. G.* Conspectus regni vegetabilis per gradus naturales evoluti. Pt I. Lipsiae: Cnobloch, 1828. 259 p. — *Robins W.* Sur une correlation florale de la vraie *Sympetalae* et son importance systématique // Soc. Roy. Bot. Belg. 1945. Vol. 77, N 1. P. 14—24. — *Robins W.* Outline of a new system of orders and families of *Sympetalae* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1972. Vol. 42 N 4. P. 363—372. — *Sporne K. P.* A re-investigation of character correlations among dicotyledons // New Phytol. 1980. Vol. 85, N 3. P. 419—449. — *Stebbins G. L.* Flowering plants. Evolution above the species level. Cambrige : Belknap Press, 1974. 399 p. — *Sundara Rajan S.* Micropyle formation in the ovule as an indicator of primitiveness in angiosperms // Proc. Indian Acad. Sci. 1976. Vol. 84, N 4. P. 124—127. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants // Bot. Rev. 1980. Vol. 46, N 3. P. 225—359. — *Thorne R. E.* A phylogenetic classification of the Angiospermae // Evol. Biol. 1976. Vol. 9, N 1. P. 35—106. — *Wernham H. F.* Floral evolution with particular reference to the sympetalous dicotyledons // New Phytol. 1911. Vol. 10, N 1. P. 74—305. — *Wernham H. F.* Floral evolution with particular reference to the sympetalous dicotyledons // New Phytol. 1912. Vol. 11, N 1—10. P. 145—397. — *Wettstein R.* Handbuch der systematischen Botanik. Aufl. 4. Leipzig; Wien : F. Deuticke, 1935. 1152 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VII 1985.
В окончательной редакции 18 I 1989.

SUMMARY

The unity of the group *Sympetalae*, which is repudiated by many modern systematicists, is confirmed by a number of morphological and developmental data.

УДК 581.553 : 008.05 : (674.031.632.26+674.032.477.62)(253) (477.75)

В. Н. Голубев

К ИЗУЧЕНИЮ ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ (НА ПРИМЕРЕ ДУБОВО-МОЖЖЕВЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА)

V. N. GOLUBEV. ON THE BIO-ECOLOGICAL STUDY IN THE STRUCTURE OF PLANT COMMUNITIES WITH SPECIAL REFERENCE TO THE OAK-JUNIPER FORESTS OF THE SOUTHERN COAST OF THE CRIMEA

На основе 7-летних стационарных исследований установлен состав пушистодубово-высокоможжевелового леса над Никитской расселиной Южного берега Крыма (350—450 м над ур. м.) по статическим и динамическим биоморфологическим признакам компонентов: основной биоморфе, структуре надземных и подземных побегов, цикличности развития монокарпических побегов и растений, антэкологическим признакам, способам распространения плодов и семян, особенностям вегетативного размножения, экологическим типам по водному режиму, ритмологическим типам и др. Установлена специфика синтаксона по ареалогической и систематической структуре, показана динамика подекадных сумм видов в течение года по фазам вегетации, цветения, плодосозревания и диссеминации. Обоснованы средиземноморский характер растительности и необходимость ее надежной охраны как реликтового образования.

В разностороннем познании растительных сообществ существенную роль играют исследования их эколого-биологической структуры на основе многолетних стационарных наблюдений. Под эколого-биологической структурой синтаксонов мы понимаем их количественный состав по различным эколого-биологическим признакам компонентов, в котором преломляются отношения между растениями и связи с окружающей средой. Нельзя противопоставлять исторически сложившийся состав элементов фитоценоза их отношениям между собой и экологическим режимам среды обитания. Эти категории образуют целостный комплекс, который следует обозначать термином «структура», в данном случае — «эколого-биологическая структура синтаксона». В такой трактовке наше понимание этого термина приближается к представлениям о структуре фитоценотических систем, сформулированным В. И. Василевичем (1983).

Методические основы исследования эколого-биологической структуры растительных сообществ были изложены в ряде публикаций (Голубев, 1969, 1972, 1978, 1981, 1983, 1986), поэтому здесь мы на них не останавливаемся. Следует лишь подчеркнуть, что наблюдения ведутся за полным набором видов синтаксона на конкретном участке занимаемой им площади. Такой подход обеспечивает объективность количественных оценок, многосторонне вскрывает экологию ценозов, особенности их генезиса, а также обусловливает возможности географических сравнений.

Объектом исследований является дубово-можжевеловый лес, развитый выше Никитской расселины (в 5 км к востоку от Ялты) по южному склону Никитского хребта, в пределах гипсометрических отметок 350—450 м над ур. м. На-

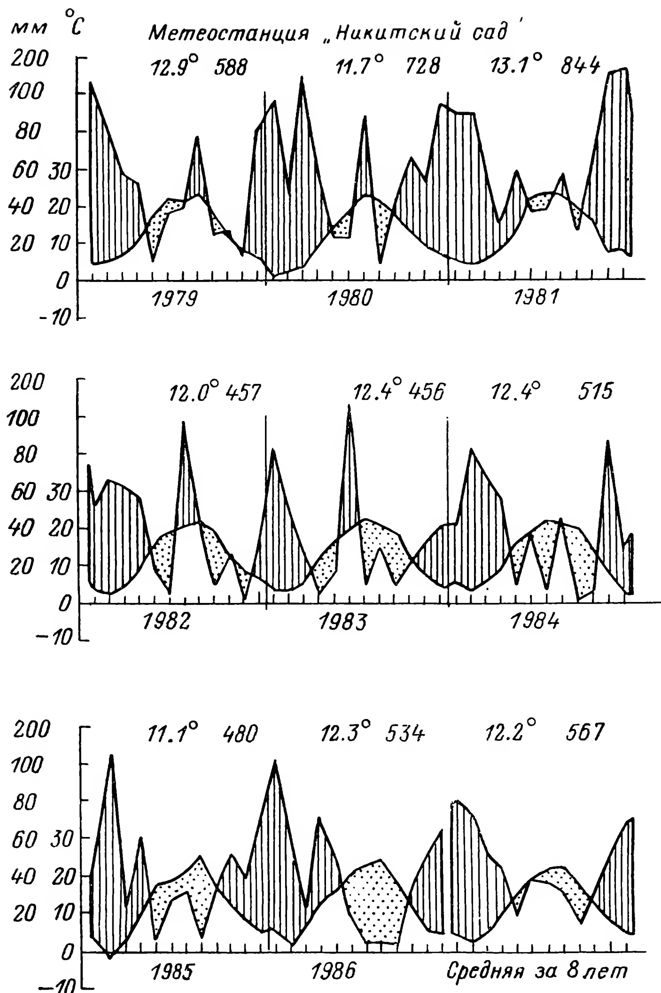


Рис. 1. Климадиаграммы за годы наблюдений по данным метеостанции «Никитский сад».
По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — температура (°С), количество осадков (мм).

клон составляет до 25°. Коренные горные породы представлены среднеюрскими известняками, местами выходящими на поверхность в виде скалистых обнажений. Почвы маломощные коричнево-бурые и коричнево-красноцветные суглинисто-щебенчато-каменистые (Кочкин, 1967). Метеорологические условия района за годы исследований отражены на климадиаграммах (рис. 1), составленных по данным метеостанции «Никитский сад», расположенной в 1 км от пробных площадей на высоте 208 м над ур. м.

Растительность относим к ассоциации Juniperus excelsa[1] [+Quercus pubescens]—Cornus mas+Carpinus orientalis—Achnatherum bromoides+Poa sterilis [+Ruscus ponticus]+Brachypodium rupestre. Сомкнутость крон неравномерная и колеблется от 0.4 до 0.7, высота древостоя не превышает 7—10 м. Обычны обнажения известняка с комплексом характерных петрофитов, свойственных высокоможжевеловым лесам южнобережья Крыма. Помимо отмеченных в названии ассоциации древесных и кустарниковых пород встречаются: *Pinus palla-*

[1] Латинские названия растений приводятся по С. К. Черепанову (1981).

siana 2,[2] *Pistacia mutica* +, *Pyracantha coccinea* 1, *Sorbus domestica* +, *S. taurica* 1, *Malus sylvestris* +, *Cotinus coggygria* 1, *Pyrus communis* +, *Mespilus germanica* +, *Juniperus oxycedrus* 1, *Paliurus spina-christi* +, *Celtis glabrata* +, *Amelanchier ovalis* +, *Cistus tauricus* 2, *Coronilla emeroides* 2, *Jasminum fruticans* 1, *Rosa canina* 1, *Euonymus verrucosa* +, *Rhus coriaria* +, *Hedera taurica* 2, *Ligustrum vulgare* +.

В травяном покрове ассоциации доминирующими являются поликарпические травы: *Aegonychon purpureo-coeruleum* 1, *Achnatherum bromoides* 1, *Allium paniculatum* 1, *Althaea cannabina* +, *Anthemis subtinctoria* 1, *Asperula stevenii* +, *Asparagus officinalis* +, *Bothriochloa ischaemum* +, *Brachypodium rupestre* 2, *Bromopsis riparia* 2, *Carex cuspidata* 1, *C. hallerana* 2, *Cephalanthera damasonium* +, *Cruciata taurica* 1, *Dianthus marschallii* 1, *Dictamnus gymnostylis* +, *Elytrigia nodosa* 1, *Epipactis helleborine* +, *Galium biebersteinii* 1, *Limodorum abortivum* +, *Pimpinella lithophila* 1, *Piptatherum holciforme* +, *Veronica multifida* +, *Vicia dalmatica* 1, *Viola alba* 1 и др. Нередко встречаются многолетние и двулетние монокарпики: *Bupleurum woronowii* +, *Fibigia clypeata* +, *Jurinea sordida* +, *Laserpitium hispidum* +, *Pimpinella peregrina* +, *Seseli gummiferum* + и др. На прогалинах, каменистых площадках с мелкоземом развиваются многочисленные эфемеры: *Alyssum campestre* +, *Anisantha sterilis* +, *Arabis auriculata* +, *Acinos eglandulosus* 1, *Bromus mollis* +, *Buglossoides arvensis* +, *Cerastium tauricum* 1, *Clypeola jonthlaspi* +, *Coronilla cretica* +, *C. scorpioides* +, *Crucianella angustifolia* +, *Crupina vulgaris* +, *Erophila praecox* 1, *Euphorbia graeca* +, *Fumaria schleicheri* +, *Galium verticillatum* +, *Geranium purpureum* +, *G. rotundifolium* +, *Holosteum umbellatum* +, *Legousia hybrida* +, *Linaria simplex* +, *Linum corymbulosum* +, *Lolium loliaceum* +, *Medicago minima* +, *Minuartia hybrida* 1, *Moehringia trinervia* +, *Orlaya daucoides* +, *Papaver dubium* +, *Saxifraga tridactylites* +, *Scabiosa micrantha* +, *Scandix pecten-veneris* +, *Trigonella gladiata* +, *Trifolium campestre* +, *T. scabrum* +, *Veronica arvensis* +, *V. hederifolia* 1. Весьма характерными являются однолетние суккуленты-петрофиты: *Sedum hispanicum* +, *S. pallidum* +, вегетирующие более продолжительное время, чем эфемеры, а также яровой позднелетнецветущий однолетник *Bupleurum asperuloides* +.

Типичными компонентами являются полукустарнички и кустарнички: *Alyssum calycocarpum* 1, *Arabis caucasica* 1, *Dorycnium herbaceum* +, *Fumana procumbens* 1, *Genista depressa* +, *Helianthemum stevenii* 1, *H. grandiflorum* +, *Ononis pusilla* +, *Ruscus ponticus* 1, *Salvia grandiflora* 1, *Teucrium chamaedrys* 1, *T. polium* +, *Thymus callieri* 1, *Th. hirsutus* +.

Для известняковых обнажений среди леса весьма характерны следующие петрофиты: *Seseli gummiferum* +, *Potentilla geoides* +, *Stipa lithophila* 1, *Arabis caucasica* +, *Euphorbia rigida* +, *Melica taurica* 1, *Cephalaria coriacea* 1, *Oberna cserei* +, *Sedum hispanicum* 1, *Geranium purpureum* 1, *Galium verticillatum* 1.

Достаточно закономерны в составе сообществ леса эфемероиды-поликарпики: *Crocus angustifolius* +, *Corydalis paczoskii* +, *Arum elongatum* +, *Orchis simia* +, *Ornithogalum fimbriatum* 1, *O. flavescens* 1, *O. ponticum* 1, *Poa bulbosa* 1, *Rumex tuberosus* 1, *Scilla autumnalis* +, *Steptorhamphus tuberosus* +, *Taraxacum hybernum* +.

Флористический состав свидетельствует о средиземноморском характере растительности, ее реликтовой природе в условиях крайнего форпоста восточного средиземноморья, в понимании которого мы согласны с М. Г. Поповым (1963), как и области Древнего Средиземья. Это положение углубляется и конкретизируется всем последующим анализом количественных данных эколого-биологической структуры синтаксона.

---

[2] Обилие видов дается по Браун-Бланке.

В систематической структуре ассоциации первые 10 мест принадлежат семействам *Poaceae* — 23 вида (10.7 %), *Asteraceae* — 21 (9.8), *Fabaceae* — 18 (8.5), *Lamiaceae* — 15 (7.0), *Rosaceae* — 13 (6.1), *Brassicaceae* — 12 (5.6), *Caryophyllaceae* — 11 (5.2), *Apiaceae* — 11 (5.2), *Rubiaceae* — 7 (3.3), *Orchidaceae* — 5 видов (2.3 %). Можно еще отметить семейства *Cistaceae* — 5 (2.3), *Scrophulariaceae* — 5 (2.3), *Liliaceae* — 4 (1.9). Четыре семейства содержат по три вида, 12 — по два, 24 — по 1 виду. Анализ показывает сходство систематической структуры дубово-можжевелового леса с типами средиземноморских флор (Толмачев, 1986). Однако лидирование злаков указывает на своеобразие флоры ассоциации, что, впрочем, не противоречит выводу о средиземноморском ее характере, поскольку большинство злаков не бореального, а средиземноморского распространения и генезиса.

ТАБЛИЦА 1

Состав дубово-можжевелового леса по ареалогическим типам

Тип ареала	Число видов	
	абс.	%
Европейско-средиземноморско-переднеазиатский	32	15.0
Европейско-средиземноморский	29	13.6
Средиземноморско-переднеазиатский	23	10.8
Восточно-средиземноморский	18	8.5
Крымский	17	8.0
Крымско-кавказский	16	7.5
Средиземноморский	15	7.0
Средиземноморско-евроазиатский степной	10	4.7
Понтический	7	3.3
Средиземноморско-переднеазиатский и евроазиатский степной	7	3.3
Западно-палеарктический	6	2.8
Палеарктический	5	2.4
Голарктический	4	1.9
Южно-палеарктический	4	1.9
Переднеазиатский	3	1.4
Переднеазиатский и евроазиатский степной	3	1.4
Европейский	3	1.4
Крымско-кавказско-малоазиатский	2	0.9
Крымско-балкано-малоазиатский	2	0.9
Крымско-малоазиатский	2	0.9
Понтическо-казахстанский	2	0.9
Крымско-балканский	1	0.5
Евроазиатский степной	1	0.5
Адвентивный	1	0.5
Итого	213	100

* В ареалогической типологии мы следовали представлениям А. А. Гроссгейма (1936), Н. И. Рубцова, Л. А. Приваловой (1961).

Весьма характерной является ареалогическая структура ассоциации (табл. 1). Объединяя собственно средиземноморские с переходными типами, распространенными частично в тех или иных районах средиземноморья, получаем обобщенную группу средиземноморских видов, образующих подавляющее большинство во флоре синтаксона — 180 видов, или 84.4 %. Виды других типов ареала — понтического, западно-палеарктического, палеарктического, голарктического, южно-палеарктического, европейского, понтическо-казахстанского, евроазиатского степного, адвентивного — насчитывают лишь 15.6 %.

Количественные соотношения основных биоморф растений (табл. 2) показывают, что на долю древесных и полудревесных биоморф приходится 47 видов

ТАБЛИЦА 2

Состав основных биоморф дубово-можжевелового леса

Основная биоморфа	Число видов	
	абс.	%
Эректоидные формы		
деревья	12	5.6
кустарники	13	6.1
кустарнички	3	1.4
полукустарники	1	0.5
полукустарнички	13	6.1
поликарпические травы	103	48.4
многолетние и двулетние монокарпики	11	5.2
однолетние травы	44	20.7
многолетние и двулетние монокарпики, однолетние травы	1	0.5
поликарпические травы, многолетние и двулетние монокарпики, однолетние травы	1	0.5
Лиановидные формы		
деревья	2	0.9
кустарники	1	0.5
травы	2	0.9
Простратные (стелющиеся и ползучие) формы		
полукустарнички	2	0.9
поликарпические травы	2	0.9
монокарпические травы	2	0.9
Итого	213	100

(22.0 %), поликарпических трав — 106 (49.8), многолетних и двулетних монокарпиков — 13 (6.1), однолетних монокарпиков — 47 (22.1 %). (Здесь соединены однородные биоморфы разных структурно-пространственных типов: эректоидных, лианоидных и простратных).

Рассмотрим состав синтаксона по ряду статических биоморфологических признаков компонентов (табл. 3). По взаимному размещению побегов особи растения дифференцируются на рыхлокустовые и однопобеговые (как доминирующие), остальные типы малочисленны. По способу возобновления побегов преобладают симподиальные. По структуре побегов почти в равном количестве представлены безрозеточные и полурозеточные. По числу генераций листьев и побегов лидируют растения с двумя генерациями. Преобладающими также являются растения с открытыми почками возобновления, представляющими зачаточные побеги с молодыми листочками, с частично или полностью сформированной вегетативной сферой побега будущего года. Обращает на себя внимание максимальное число озимых побегов, значительно превосходящих ди-, поли- и моноциклические. По характеру генеративной сферы компонентов (распределению полов, агентам переноса пыльцы, происхождению опыляющей пыльцы) выделяются доминирующие гермафродитные, контакто-баро-анемо-энтомофильные, хотя значительную роль играют также контакто-энтомофильные, баро-анемо-энтомофильные, контакто-баро-энтомофильные, авто-гейтоно-ксеногенные растения (табл. 4). Ведущим способом распространения плодов и семян растений синтаксона является барохория. Собственно барохоров насчитывается 42.2 %; барохоров, совмещающих свой способ распространения с гемианемохорией, — 14.7 %; барохоров, эндозоохоров — 9.0 %.

Среди вегетативно размножающихся видов (табл. 5) экологически наиболее

ТАБЛИЦА 3

Состав растений дубово-можжевелового леса по некоторым биоморфологическим признакам надземных органов

Признаки	Число видов абс.	Число видов %
Взаимное размещение побегов особи		
одиночнопобеговые	85	39.9
двух-трехпобеговые	34	16.0
рыхлокустовые	87	40.8
плотнокустовые	5	2.3
рыхлоподушечные	1	0.5
одиночнопобеговые, двух-трехпобеговые	1	0.5
Способ возобновления побегов		
моноподиальные	24	11.3
симподиальные	130	61.0
монокарпики	59	27.7
Структура надземных побегов		
безрозеточные	97	45.6
полурозеточные	94	44.1
розеточные	22	10.3
Количество генераций листьев и побегов		
с одной	71	33.3
с двумя	142	66.7
Характер почек возобновления		
закрытые	63	29.6
открытые	148	69.5
яровые однолетники	2	0.9
Степень сформированности побега будущего года в почках возобновления		
сформировавшийся полностью, включая соцветия и цветки	169	79.3
сформирована частично или полностью лишь вегетативная сфера	42	19.7
яровые однолетники	2	1.0
Цикличность развития монокарпических побегов и растений		
моноциклические	48	22.5
озимые	93	43.7
ди-, полициклические	63	29.6
моно-, ди-, полициклические	4	1.9
моноциклические, озимые	2	0.9
озимые, ди-, полициклические	3	1.4

информативны длиннокорневищные, луковичные, корнеотпрысковые. По структуре корневых систем преобладают стержнекорневые, а по глубине — среднекорневые. В экологических типах по водному режиму более всего выражены ксеромезофиты.

Каждый из перечисленных статических признаков биоморфы видов несет определенную экологическую информацию, в совокупности обусловливая неповторимую организацию синтаксона. Но особую ценность представляют динамические ритмологические признаки, еще более расширяя и углубляя его эколого-биологическую специфику (рис. 2, 3). Прежде всего существенна ритмика вегетации, цветения, плодосозревания и диссеминации, вычисленная по среднемноголетним датам указанных фенофаз.

ТАБЛИЦА 4

Состав растений дубово-можжевелового леса по антэкологическим признакам и способам распространения плодов и семян

Признаки	Число видов	
	абс.	%
Распределение полов		
гермафродитные	178	84.4
однополые	10	4.7
гиномоноэцичные	4	1.9
полигамно диэцичные	8	3.8
собственно диэцичные	1	0.5
гермафродитные, гинодиэцичные	3	1.4
гермафродитные, стерильные	7	3.3
Способ переноса пыльцы		
анемофилия	2	1.0
энтомофилия	6	2.8
анемо-энтомофилия	6	2.8
анемо-гидрофилия	1	0.5
баро-анемофилия	7	3.3
баро-энтомофилия	14	6.6
баро-анемо-энтомофилия	34	16.1
контакто-анемофилия	3	1.4
контакто-энтомофилия	35	16.6
контакто-анемо-энтомофилия	13	6.2
контакто-баро-анемофилия	24	11.4
контакто-баро-энтомофилия	12	5.7
контакто-баро-анемо-энтомофилия	54	25.6

Признаки	Число видов	
	абс.	%
Происхождение опыляющей пыльцы		
автогения	3	1.4
ксеногения	14	6.6
авто-ксеногения	1	0.5
гейтоно-ксеногения	12	5.7
авто-гейтоно-ксеногения	181	85.8
Способ распространения плодов и семян		
барохоры	89	42.2
барохоры, гемианемохоры	31	14.7
эуанемохоры	12	5.7
баллисты	12	5.7
гемианемохоры	11	5.2
барохоры, эндозоохоры	19	9.0
автомеханохоры	7	3.3
эуанемохоры, баллисты	6	2.8
гемианемохоры, баллисты	6	2.8
барохоры, баллисты	4	1.9
мирмекохоры	3	1.4
эндозоохоры	3	1.4
эндозоохоры, антропохоры	3	1.4
эпизоохоры	2	1.0
автомеханохоры, мирмекохоры	1	0.5
барохоры, синзоохоры	1	0.5
синзоохоры	1	0.5

В оценке ритмики вегетации синтаксона мы привлекаем динамику вегетирующих видов в течение года, а также подекадных сумм видов с весенне-летне-осенней (для летнезеленых), перезимовавшей и уходящей в зимовку генерациями листьев и побегов (рис. 2). Максимальные значения подекадных сумм вегетирующих видов наблюдаются со 2-й декады апреля по май, минимальные значения — весь август и сентябрь с абсолютным минимумом в 1-ю декаду сентября. Второй максимум вегетирующих видов отмечается во 2—3-ю декаду октября. Между октябрем и ноябрем отмечено резкое уменьшение числа вегетирующих видов, которое происходит в течение всего ноября, но в 1-й декаде их число стабилизируется (155) и сохраняется неизменным в течение декабря, января и двух декад февраля, после чего начинается новый подъем, сначала (по 2-ю декаду марта) медленный, а затем в ускоренном темпе вплоть до 2-й декады апреля. Эти подъемы и спады числа вегетирующих видов определяют оптимумы и пессимумы биологической активности компонентов синтаксона, вскрывающие явно средиземноморский их характер. При этом зимний пессимум тесно связан с невысоким термальным режимом воздуха и почв в данный сезон, а позднелетне-раннеосенний пессимум обусловлен жарким и засушливым временем года (рис. 1).

Динамика вегетации летнезеленых видов (с весенне-летне-осенней генерацией листьев и побегов) характеризуется тремя кривыми подекадных сумм: вступающих в фазу вегетации, пребывающих в фазе и выходящих из нее. Максимум вступающих в фазу вегетации видов установлен во 2-ю декаду апреля, высокие значения пребывающих в фазе вегетации видов наблюдаются с 3-й декады апреля по 3-ю декаду июля. Максимум кончающих вегетацию летнезеленых видов приходится на 3-ю декаду октября.

ТАБЛИЦА 5

Состав дубово-можжевелового леса по некоторым биоморфологическим признакам подземных органов и экологическим типам растений

Признаки	Число видов	
	абс.	%
Структура подземных и приземных побеговых органов, вегетативное размножение		
вегетативное размножение отсутствует	89	41.8
короткокорневищные	72	33.8
среднекорневищные	20	9.4
длиннокорневищные	10	4.7
длинноползучие	3	1.4
надземностолонные	2	0.9
луковичные	7	3.3
базальноклубневые	3	1.4
корнеотпрысковые	5	2.4
с корневыми клубнями	2	0.9
Структура корневой системы		
стержнекорневые	151	70.9
кистекорневые	62	29.1
Глубина корневой системы		
мелкокорневые	61	28.6
среднекорневые	78	36.6
глубококорневые	74	34.8
Экологический тип по водному режиму		
эуксерофиты	7	3.3
мезоксерофиты	12	5.6
ксеромезофиты	154	72.3
мезофиты	39	18.3
гидромезофиты	1	0.5

Число видов с перезимовавшей генерацией зеленых листьев мало изменяется после зимнего периода до 2-й декады апреля, а затем резко идет на убыль вплоть до конца июля. Остается всего один вид с перезимовавшей вегетирующей генерацией, отмирающей в конце августа. Эта динамика числа вегетирующих видов обусловлена особенностями выхода из фазы вегетации с максимумом в 1-ю декаду мая (рис. 2).

Динамика видов с уходящей в зимовку генерацией листьев характеризуется ранним ее развитием (с 1-й декады марта) у небольшого числа видов, а затем со 2-й декады августа число видов резко возрастает в связи с осенними осадками и достигает предела к началу декабря, соответствующего количеству видов с зелеными органами, уходящими в зимовку (155).

Высокой индикационной способностью обладает динамика цветения компонентов сообществ, так как эта фаза развития является показателем интенсивного подъема физиологической активности индивида, совмещающегося обычно с экологическим оптимумом внешней среды. По нашим данным, максимум цветущих видов ценоза коррелирует с наибольшим запасом биомассы (Голубев, 1971), что лишний раз подтверждает сформулированное выше положение.

Ритмика цветения дубово-можжевелового леса по своим качественным особенностям носит средиземноморский характер, цветение происходит круглый год (рис. 3), хотя настоящим зимнецветущим растением является всего один вид — *Ruscus ponticus*. Первые зацветающие виды отмечены в 1-й декаде февраля, последние — в 3-й декаде сентября, максимум зацветающих — в 3-й де-

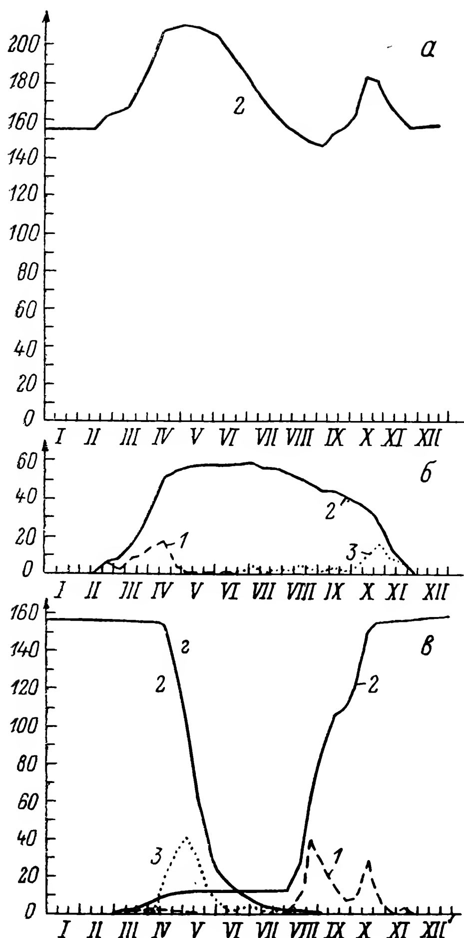


Рис. 2. Кривые вегетации растений дубово-можжевелового леса (по средним эмпирическим данным за 1979—1981, 1983—1986 гг.)

а — динамика вегетирующих видов в течение года, *б* — динамика вегетирующих видов с весенне-летне-осенней генерацией листьев и побегов, *в* — динамика вегетирующих видов с уходящей в зимовку генерацией листьев и побегов, *г* — динамика вегетирующих видов с перезимовавшей генерацией листьев и побегов; *1* — подекадные суммы видов, вступающих в фазу вегетации; *2* — подекадные суммы видов, пребывающих в фазе вегетации; *3* — подекадные суммы видов, оканчивающих вегетацию. Здесь и на рис. 3: по оси абсцисс — месяцы, по оси ординат — число видов.

каде мая. Наибольшее число цветущих видов приходится на 1-ю декаду, отцветающих — на 2-ю декаду июня.

Таким образом, в ритмике цветения данного фрагмента дубово-можжевелового леса наблюдается более позднее наступление максимумов цветения по сравнению, например, с расположенным в 2 км можжевеловым лесом в заповеднике «Мыс Мартьян», где все 3 максимума (зацветающих, цветущих и отцветающих видов) падают на 3-ю декаду мая (Голубева, 1980). Сказывается разница в высотах над уровнем моря: можжевеловый лес на мысе Мартьян находится в створе 30—80 м.

По фазе массового цветения все 3 максимума — вступающих в фазу, пребывающих в ней и выходящих из фазы видов — приходятся на один и тот же срок — 1-ю декаду июня (рис. 3). Это и есть наиболее эффективная часть (зона) эколого-фитоценотического оптимума данного сообщества.

В ритмике плодосозревающих видов отмечаются следующие особенности. Начинающие плодосозревание виды достигают двух максимумов — в 3-ю декаду июня и 3-ю декаду июля (рис. 3). Наибольшее число видов, находящихся в фазе плодосозревания, выявлено в 3-й декаде июля.

Как и следует ожидать, максимумы диссеминирующих видов приходятся на более позднее время: начинающих диссеминировать — на 1-ю декаду августа, диссеминирующих — на 2-ю декаду августа, оканчивающих диссеминацию — на 3-ю декаду августа, 2-ю декаду сентября (рис. 3). На мысе Мартьян все 3 максимума диссеминирующих видов падают на 1-ю декаду августа, т. е. в основном опять же раньше, чем в изучаемом нами сообществе.

Углубляет экологическую характеристику синтаксона анализ состава ритмологических типов (табл. 6, 7). По ритмам вегетации доминирующими являются виды с круглогодичной вегетацией. Известную роль играют также средне-весенне-среднеосенневегетирующие, среднеосенне-зимне-среднелетневегетирующие и среднеосенне-зимне-раннелетневегетирующие (табл. 6). Среди ритмов цветения наибольший удельный вес имеют поздневесенне-раннелетние виды, далее идут ранне-среднелетние, средне-поздневесенние (табл. 7). По ритмам массового цветения на первом месте стоят раннелетние, затем можно упомянуть поздневесенние, поздневесенне-раннелетние. В ритмике плодосозревания веду-

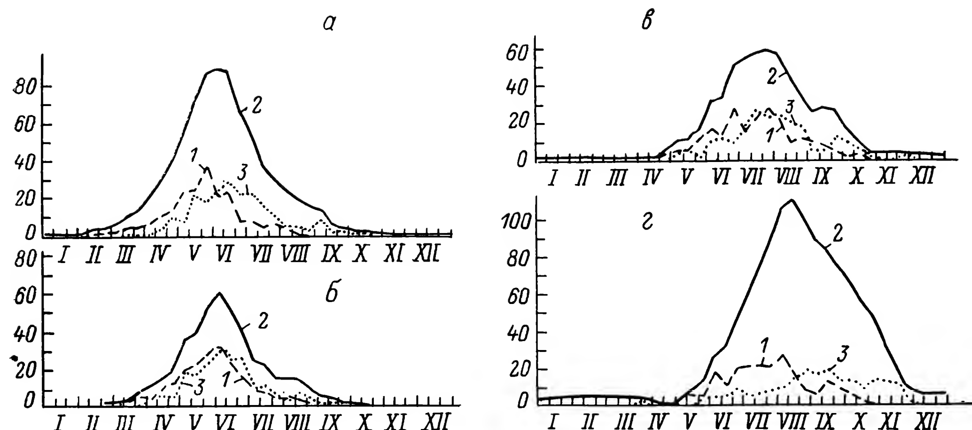


Рис. 3. Кривые генеративного развития растений дубово-можжевелового леса (по средним эмпирическим данным за 1979—1981, 1983—1986 гг.).

а — цветение, *б* — массовое цветение, *в* — плодосозревание, *г* — диссеминация; подекадные суммы видов, вступающих в фазу (*1*), пребывающих в фазе (*2*), выходящих из фазы (*3*).

щее значение имеют ранне-среднелетние, средне-позднелетние, среднелетние, позднелетние. По ритмам диссеминации выделяются средне-позднелетние, среднелетне-раннеосенние, позднелетне-раннеосенние, ранне-среднелетние.

Состав ритмологических типов свидетельствует, что окружающие условия благоприятствуют круглогодичной ассимиляции (при значительном сокращении числа вегетирующих видов в период пессимума — в августе и сентябре), а в период эколого-фитоценотического оптимума, в особенности с 3-й декады мая по 1-ю декаду июня, функционируют наиболее богатые видами ритмотипы цветения.

Наконец, весьма информативными являются типы по продолжительности фаз развития: вегетации (кратковегетирующие — от 1 до 4 мес, средневегетирующие — от 4 до 8, длительновегетирующие — от 8 до 12 мес), цветения (краткоцветущие — до 1 мес, среднецветущие — от 1 до 2, длительноцветущие — свыше 2 мес), массового цветения, плодосозревания и диссеминации (с такими же

ТАБЛИЦА 6

Состав дубово-можжевелового леса по ритмологическим типам вегетации компонентов

Тип ритма	Число видов		Тип ритма	Число видов		Тип ритма	Число видов	
	абс.	%		абс.	%		абс.	%
II—V	1	0.5	IV—VIII	4	1.9	IX—VI	7	3.2
II—VII	2	0.9	IV—IX	3	1.4	X—VI	16	7.5
II—IX	2	0.9	IV—X	18	8.5	VIII—VII	2	0.9
II—X	1	0.5	IV—XI	7	3.3	IX—VII	1	0.5
III—VII	2	0.9	V—VII	2	0.9	X—VII	17	8.0
III—VIII	4	1.9	V—X	1	0.5	IX—VIII	9	4.2
III—IX	2	0.9	VI—VIII	1	0.5	XII—V	1	0.5
III—X	4	1.9	I—XII	95	44.6			
III—XI	4	1.9	X—V	7	3.3	Итого	213	100

Примечание. В графе «Тип ритма» цифрами обозначены месяцы.

ТАБЛИЦА 7

Состав дубово-можжевелового леса по ритмологическим типам цветения, плодосозревания, диссеминации компонентов

Тип ритма	Цветение		Массовое цветение		Плодосозревание		Диссеминация	
	число видов	%	число видов	%	число видов	%	число видов	%
I—IV	—	—	—	—	—	—	1	0.5
II—III	2	0.9	2	0.9	—	—	—	—
II—V	1	0.5	—	—	—	—	—	—
II—X		—	1	0.5	—	—	—	—
IV	5	2.3	10	4.7	—	—	—	—
V	21	9.9	43	20.2	6	2.8	5	2.4
III—IV	8	3.8	7	3.3	—	—	—	—
III—V	3	1.4	—	—	—	—	—	—
IV—V	22	10.3	16	7.5	5	2.4	2	0.9
IV—VI	3	1.4	—	—	—	—	—	—
V—VI	57	26.7	27	12.6	15	7.1	9	4.3
V—VII	9	4.2	—	—	—	—	1	0.5
V—VIII	—	—	—	—	—	—	1	0.5
VI	15	7.0	56	26.3	16	7.6	6	2.8
VII	4	1.9	13	6.1	28	13.3	1	0.5
VIII	—	—	7	3.3	27	12.7	2	0.9
VI—VII	33	15.5	14	6.6	39	18.4	20	9.5
VI—VIII	3	1.4	—	—	—	—	14	6.6
VI—IX	1	0.5	—	—	—	—	5	2.4
VI—X	—	—	—	—	—	—	2	0.9
VI—XI	—	—	—	—	—	—	1	0.5
VII—VIII	11	5.2	10	4.7	34	16.1	27	12.7
VII—IX	6	2.8	—	—	1	0.5	25	11.9
VII—X	—	—	—	—	—	—	6	2.8
VII—XI	—	—	—	—	—	—	3	1.4
VIII—IX	6	2.8	5	2.3	13	6.2	20	9.5
VIII—X	—	—	—	—	2	0.9	16	7.6
VIII—XI	—	—	—	—	—	—	7	3.3
IX	1	0.5	1	0.5	8	3.9	—	—
X	—	—	1	0.5	2	0.9	2	0.9
IX—X	1	0.5	—	—	12	5.7	7	3.3
IX—XI	—	—	—	—	—	—	13	6.2
X—XI	—	—	—	—	1	0.5	3	1.4
X—XII	—	—	—	—	—	—	1	0.5
VII—VI	—	—	—	—	—	—	1	0.5
VIII—IV	—	—	—	—	—	—	3	1.4
VIII—VI	—	—	—	—	—	—	1	0.5
IX—II	—	—	—	—	1	0.5	—	—
IX—III	—	—	—	—	—	—	2	0.9
IX—IV	—	—	—	—	—	—	2	0.9
IX—V	1	0.5	—	—	—	—	—	—
IX—VI	—	—	—	—	—	—	1	0.5
X—III	—	—	—	—	1	0.5	—	—
X—VI	—	—	—	—	—	—	1	0.5
Итого	213	100	213	100	211	100	211	100

Примечание. В графе «Тип ритма» цифрами обозначены месяцы.

подразделениями, как и по цветению) (табл. 8). В синтаксоне господствующее положение занимают длительновегетирующие, краткоцветущие, краткомассовоцветущие и плодосозревающие, среднедиссеминирующие. В этих типах получает четкое выражение средиземноморский характер экофитоценотического ре-

ТАБЛИЦА 8

Состав дубово-можжевелового леса по продолжительности вегетации, цветения, массового цветения, плодосозревания и диссеминации компонентов (по средним данным за 1979—1981, 1983—1986 гг.)

Продолжительность фазы	Вегетация		Цветение		Массовое цветение		Плодосозревание		Диссеминация	
	число видов		число видов		число видов		число видов		число видов	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Короткая	6	2.8	131	61.5	208	97.7	189	89.6	61	28.9
Средняя	69	32.4	75	35.2	5	2.3	20	9.5	80	37.9
Длительная	138	64.8	7	3.3	—	—	2	0.9	70	33.2
Итого	213	100	213	100	213	100	211	100	211	100

жима: наличие теплой влажной зимы с положительными среднемесячными температурами, средневесенне-раннелетнего оптимума, позднелетне-раннеосеннего экстремума влажности с высокими показателями тепла, однако не исключающего возможности несколько подавленной вегетации.

Большой интерес представляют разногодичные флуктуации динамических параметров эколого-биологической структуры синтаксона, в частности показателей цветения (табл. 9). Более всего подвержены колебаниям сроки начала и конца зацветания, измеряющиеся 5 декадами. Максимум зацветающих видов варьирует по годам наблюдений в пределах месяца. Максимум цветущих видов флуктуирует в диапазоне всего двух декад, фактически он наступает либо в 3-ю декаду мая, либо в 1-ю декаду июня. Максимум отцветающих видов смещается уже в пределах 6 декад — с 3 V по 2 VII. Более раннее наступление максимума цветущих видов сопряжено сложными связями с режимами осадков и температуры (см. рис. 1 и табл. 9). Влияние оказывают увлажнение осенью и зимой предшествующего года, частные понижения температуры в весенний период, вызывающие торможение развития, сам характер выпадающих осадков в текущем году и пр.

Выполненное исследование обеспечило разностороннюю эколого-биологическую характеристику синтаксона, в которой получили выражение статические и динамические параметры компонентов, определяющие средиземноморскую его природу. Подавляющее число видов обладает средиземноморским типом ареала. Флора ассоциации по систематической структуре тяготеет к средиземноморским вариантам. Синтаксон отличается преобладанием травянистых поли-

ТАБЛИЦА 9

Разногодичные флуктуации цветения компонентов дубово-можжевелового леса над Никитской расселиной (декада, месяц)

Параметры цветения	Годы наблюдений							Средние за 7 лет
	1979	1980	1981	1983	1984	1985	1986	
Первые зацветающие виды	1 II	1 II	2 I	2 II	3 I	1 III	3 I	1 II
Последние зацветающие виды	1 IX	2 IX	2 IX	3 IX	2 X	2 X	3 X	3 IX
Максимум зацветающих видов	1 V	3 V	1 VI	2 V	3 V	3 V	3 V	3 V
Максимум цветущих видов	3 V	1 VI	1 VI	3 V	3 V	1 VI	1 VI	1 VI
Максимум отцветающих видов	3 V	1 VI	2—3 VI	2 VII	1 VI	1 VI	2 VI	2 VI

карпиков при значительном участии древесных и полудревесных форм, однолетних эфемеров.

Дубово-можжевеловый лес, как реликтовое формирование в условиях засушливых субтропиков, выделяется обилием озимых форм, ксеромезофитов (которые можно идентифицировать с гемиксерофитами), круглогодично вегетирующих (длительновегетирующих), краткоцветущих, краткоплодосозревающих и среднедиссеминирующих видов. Для него характерен также большой удельный вес растений с поздневесенне-раннелетним ритмом цветения, ранне-среднелетним ритмом плодосозревания, средне-позднелетним ритмом диссеминации. Наибольшее число вегетирующих видов приурочено к интервалу со 2-й декады апреля по май, выделяющее его эколого-фитоценотический оптимум. Минимальные значения вегетирующих видов приходятся на период с августа по сентябрь, являющийся эколого-фитоценотическим пессимумом. Наибольшее число зацветающих видов отмечено в 3-й декаде мая, а цветущих — в 1-й декаде июня, что вносит уточнение в хронологию эколого-фитоценотического оптимума, расширяя его на декаду (июня) в отношении оптимума по вегетации.

Сравнение эколого-биологической структуры данного фрагмента дубово-можжевеловых лесов с нижерасположенным по южному макросклону Главной гряды Крымских гор (в заповеднике «Мыс Мартьян») показывает четкие различия, связанные с высотой над уровнем моря.

Изучение эколого-биологической структуры растительных сообществ углубляет их экологическую характеристику, является важным элементом в биогеоценотических исследованиях, представляет интерес для синтаксономии и выявления географических закономерностей.

Как фрагмент реликтовой растительности Древнего Средиземья изученный дубово-можжевеловый лес нуждается в надежной охране и внимательном отношении со стороны местного населения и отдыхающих на Южном берегу Крыма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Голубев В. Н.* К методике составления кривых цветения растительных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 2. С. 90—97. — *Голубев В. Н.* О сопряженности динамики продуктивности и ритмики цветения травянистых сообществ // Биол. науки. 1971. № 4. С. 75—77. — *Голубев В. Н.* Принцип построения и содержание линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 6. С. 72—80. — *Голубев В. Н.* Фитоценотическая и эколого-биологическая структура петрофитной луговой степи предгорного Крыма // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1978. Т. 4, № 5. С. 449—456. — *Голубев В. Н.* Методические рекомендации к составлению региональных биологических флор. Ялта, 1981. 29 с. — *Голубев В. Н.* К методике изучения ритмики вегетации растительных сообществ // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. 1983. Вып. 52. С. 10—14. — *Голубев В. Н.* Опыт исследования эколого-биологической структуры зонально-поясных типов растительности и биогеоценозов крымского региона // Общие проблемы биогеоценологии. М., 1986. Т. 1. С. 102—104. — *Голубева И. В.* Ритм сезонного развития компонентов можжевеловой формации заповедника «Мыс Мартьян» в связи с эколого-биологическим изучением сообществ // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1980. Т. 81. С. 21—35. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа // Тр. ботан. ин-та Азерб. фил. АН СССР. 1936. Т. 1. 260 с. — *Кочкин М. А.* Почвы, леса и климат горного Крыма и пути их рационального использования // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1967. Т. 38. 368 с. — *Попов М. Г.* Основы флорогенетики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с. — *Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* Опыт сопоставления флор горного Крыма и западного Закавказья // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1961. Т. 35. С. 5—63. — *Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1986. 197 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 10 V 1983.
В окончательной редакции 18 II 1988.

SUMMARY

The bio-ecological structure of *Quercus pubescens* and *Juniperus excelsa* forest just over Nikitsky cleft, 5 km east of Yalta (350—450 m over the sea level), has been studied, using static and dynamic parameters of components. In the arealogical and systematic structure the syntaxon in question shows Mediterranean features. From the bio-ecological point of view it is characterized by polycarpic herbs dominancy, by considerable participation of woody and half-woody forms, annual ephemerous plants, by predominance of wintercrop plants, xeromesophytes, the species with long vegetation period, short-time flowering and short-time fruit ripening. Ecologo-phytocoenotical optimum, that is the period of maximal number of vegetating and flowering plants, falls on the second decade of April—first decade of June, while pessimum is in August—September.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.45 : 575.17 : 582.61 : 674.03

Т. В. Гендельс

СТРОЕНИЕ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ УЗЛА И ЧЕРЕШКА В АСПЕКТЕ МОРФОГЕНЕЗА ЛИСТА ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ

T. V. GUENDELS. THE STRUCTURE OF VASCULAR SYSTEM IN THE NODE AND PETIOLE FROM THE VIEW-POINT OF LEAF MORPHOGENESIS IN WOODY DICOTYLEDONS

Изучены строение проводящей системы узла, черешка, жилкование пластинки листа в связи с особенностями заложения и первыми этапами развития листа на конусе нарастания у 31 вида из 6 семейств. Установлено, что морфогенетические преобразования зачатка листа, приводящие к многообразию типов листа и типов жилкования, лежат в основе преобразований проводящей системы листа в целом. Различный характер этих преобразований в разной степени отражается на строении проводящей системы листа в узле, черешке и пластинке. Сделан вывод, что проводящая система узла (нодальная структура), черешка (петиолярная структура) и жилкование листовой пластинки формируются не в результате независимых эволюционных преобразований, а отражают разные пути онто- и филоморфогенеза листа. Этот вывод определяет и иной подход в использовании этих структур в филогенетических построениях.

Среди анатомо-морфологических признаков, используемых при решении систематических и филогенетических задач, значительное место отводится особенностям строения проводящей системы узла, черешка и листовой пластинки. В настоящей статье мы ограничиваемся небольшим обзором литературы, поскольку вопросы, связанные с использованием этих признаков, широко освещены в работах Н. А. Анели (1962, 1987), А. Л. Тахтаджяна (1964), H. F. Neubauer (1981), Н. А. Анели, Дж. И. Анели (1984), Н. Г. Закорко (1988).

Анализ многочисленных работ, посвященных строению проводящей системы черешка, показывает, что нет единого мнения о возможности использования этого признака в филогенетических построениях. Несмотря на то что структура черешка не зависит от экологических условий и таксоноспецифична, разнообразие ее типов затрудняет решение вопроса о примитивности или продвинутости того или иного типа и о направлении их эволюционных преобразований. Кроме того, многообразие типов проводящей системы черешка, устанавливаемое, как правило, по ее характеристике в мезопециоле (средней части), значительно увеличивается при рассмотрении проводящей системы этой части листа.

Среди ботаников нет единого мнения и о путях эволюции структуры узла. В качестве примитивного назывались почти все известные узловые типы.

E. W. Sinnott (1914 : 304) выделил трехлакунный узел как наиболее древний и примитивный, поскольку он характерен для большей части примитивных таксонов, таких как *Piperales*, *Salicales*, *Myricales*, *Juglandales*, *Fabales*. Все другие «вариации», как их называет Sinnott, происходят из трехлакунного типа. Это «трехлакунное состояние» видоизменяется как уменьшением, так и увеличением числа лакун. Уменьшение осуществляется либо редукцией латеральных пучков, как у *Spiraea* и *Exochorda*, либо слиянием, как у *Cruciferae*. Другое на-

правление эволюционного преобразования — увеличение числа лакун трехлакунного трехпучкового узла, как у *Polygonaceae*, *Araliaceae* и др. Наличие у первых листьев молодых растений *Polygonales*, *Umbelliferae* трехлакунного трехпучкового узла доказывает, по мнению Sinnott, что многолакунный узел произошел от трехлакунного.

Сторонники примитивности многолакунного узла (Ozenda, 1949, цит. по: Тахтаджян, 1964) апеллируют к наличию многолакунного узла у примитивных таксонов. Так, Neubauer (1981) приводит пример *Gentiana lutea* — самого примитивного вида рода, имеющего многолакунные узлы в отличие от всех других видов с трехлакунными узлами.

Тот же принцип положен в основу выделения в качестве примитивного и однолакунного узла с двумя дискретными листовыми пучками. Этот тип известен не только у многих голосеменных и папоротников, но найден и у *Austrobaileyaceae*, *Lactoridaceae*, *Monimiaceae*, *Calycanthaceae*, *Chloranthaceae*, *Verbenaceae*, *Lamiaceae*, *Solanaceae*. Однолакунный двухпучковый узел встречается также в семядольных узлах некоторых покрытосеменных, что, по мнению сторонников однолакунного двухпучкового узла, свидетельствует в пользу его анцестральности. Neubauer (1981) подвергает сомнению гомологичность семядольных узлов листовым узлам *Proangiospermae* и идею о примитивности двухпучкового однолакунного узла. К сожалению, автор не упоминает работу Г. М. Борисовской и А. Г. Пак (1976), в которой было показано на основе изучения формирования побега начиная с конуса нарастания, что двухпучковый однолакунный узел представителя сем. *Lamiaceae Coleus blumei* является модификацией трехпучкового однолакунного узла, где средняя часть главной жилки паренхиматизируется из-за раннего заложения и медленного развития пазушной почки. G. Cusset (1986) отмечает, что, как показали исследования W. Dickison и P. Endress (1983, цит. по: Cusset, 1986), четный характер медианных проводящих пучков у считающихся примитивными *Austrobaileyaceae*, *Monimiaceae*, *Chloranthaceae*, *Lactoridaceae* объясняется слабым развитием медианной жилки, первой появляющейся в ходе онтогенеза.

Какова же взаимосвязь между строением проводящей системы узла и листом, установленная ботаниками? По мнению Sinnott (1914 : 308), очевидно, что «тип узловой структуры не зависит от размера, очертания или формы прикрепления листа. Большие перистые листья *Fraxinus*, *Juglans* и *Daucus*, которые сходны по размеру и очертанию, снабжены соответственно одним, тремя и многими следами, каждый из которых возникает независимо от сосудистого цилиндра». Кроме того, Sinnott и I. W. Bailey (1914 : 446) весьма подробно проанализировали соотношение между анатомией узла и наличием прилистников. Они пришли к выводу, что листу с прилистниками обычно соответствует трехлакунный трехпучковый узел, но находили и много несоответствий этому правилу. Так, из 75 семейств, имеющих листья с прилистниками или листовыми влагалищами, 53 имеют трех- и многолакунные узлы. Связывая развитие листа с прилистниками, они со ссылкой на Colomb объясняли это тем, что рост латеральных лопастей (будущих прилистников) намечает положение прокамбиальных тяжей, которые образуют латеральные пучки трехпучкового трехлакунного узла (с. 447). Neubauer (1981) связывает однолакунность с мелколистностью, например в сем. *Ericaceae*, *Epacridaceae* и др., но указывает, что однолакунность типична и для высокоспециализированных семейств.

Суммируя все вышеизложенное, можно сделать следующие выводы.

Признаки проводящей системы листа в узле, черешке и листовой пластинке рассматриваются как совокупность несвязанных, независимых признаков. Направление эволюционных преобразований устанавливается для каждого из них. Так устанавливается эволюция нодальных структур, эволюция проводящей системы черешка, листовой пластинки. Как правило, критерием примитивности типа узла, например, или типа жилкования пластинки является тип, ха-

рактерный для таксона, примитивность которого устанавливается по ряду других признаков. За редким исключением, проводящая система листа как единое целое не исследуется в аспекте связи с особенностями развития листа в онто- и филогенезе (Борисовская, Пак, 1976; Оганезова, 1977а, б; Борисовская, Соколова, 1978).

Как было установлено нами ранее (Гендельс, 1988а, б), различные типы листьев в плане их жилкования являются результатом определенных этапов исторического морфогенеза. Преобразование зачатка листа в филоморфогенезе может приводить к различным морфологическим преобразованиям листа: преобразованию типа листа (например, от сложного — к простому), формы листовой пластинки, типа жилкования. Преобразования могут происходить на любой стадии онтогенеза и носить разный характер. Если применить к листу разработанную А. Л. Тахтаджяном (1964) классификацию модусов морфологической эволюции, то преобразования, затрагивающие разные стадии формирования исходной структуры листа, будут соответствовать терминальным, медианным или базальным модусам, а разный характер этих преобразований — пролонгации, аббревиации и девиации.

Морфогенетические преобразования разных типов листьев должны, по нашему мнению, найти свое отражение и в особенностях проводящей системы листа в целом. Характер изменений в строении проводящей системы узла и черешка может быть показателем глубины и характера преобразований листа. Подтверждением возможности использования, в частности, текстуры черешка сформированного листа для установления характера развития листа служат исследования Борисовской и Соколовой (1978), проведенные ими у некоторых представителей сем. *Euphorbiaceae*. Так, ими установлено, что онтогенетически исходной является текстура основания черешка, а верхняя и средняя зоны возникают позже и претерпевают значительные изменения под влиянием растущей пластинки листа. В зависимости от характера развития пластинки листа текстура черешка остается либо постоянной, либо существенно меняется.

Материал и методика

С целью установления возможных связей между строением проводящей системы узла и черешка, с одной стороны, и особенностями развития и морфологией листа — с другой, был рассмотрен ход проводящих пучков в узле, черешке (по всей его длине либо исходя из особенностей развития проводящей системы в баци-, мезо- и перипециоле, т. е. в нижней, средней и верхней частях черешка соответственно), а в некоторых случаях и в средней жилке листа, рассмотрены также особенности жилкования листовой пластинки. Поперечные срезы готовили по общепринятой анатомической методике. Жилкование изучали на препаратах просветленных и окрашенных листьев. На тотальных препаратах почек изучали характер заложения и начальные этапы развития листа. Материал для работы был собран в парке и оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в Центральном (Тбилиси) и Батумском ботанических садах АН ГССР. Фиксированный материал *Degeneria vitiensis*, собранный на о-ве Фиджи, был любезно предоставлен А. Л. Тахтаджяном.

Всего был изучен 31 вид из 6 семейств: *Degeneriaceae*, *Magnoliaceae*, *Eupomatiaceae*, *Lauraceae*, *Rosaceae*, *Griseliniaceae*.

Результаты и обсуждение

В результате проведенного исследования было установлено следующее.

Для *Magnolia grandiflora*, *M. kobus*, *Platanus orientalis*, *Liriodendron tulipifera*, *Griselinia littoralis*, *Degeneria vitiensis*, *Eupomatia laurina* характерен много-

лакунный многопучковый узел. (Многолакунными мы называем узлы с 5 и более лакунами.) У перечисленных видов, кроме двух последних, лист развивается с прилистниками. Для начальных стадий формирования листа характерен значительный латеральный рост зачатка, благодаря чему конус нарастания оказывается полностью окружен зачатком листа. Почти параллельно с латеральным ростом происходит и интеркалярный рост основания зачатка, который обусловливается в значительной степени развивающимися внутри сомкнутых прилистников следующими листьями. Ранний интеркалярный рост основания листа приводит к параллельному жилкованию прилистников. Число лакун пучков многолакунного узла определяется характером развития проводящей системы как листовой пластинки, так и прилистников. У *Degeneria vitiensis* и *Eupomatia laurina* лист развивается без прилистников, но тем не менее зачаток листа на 3/4 окружает по периметру конус нарастания, что также приводит к многолакунному многопучковому типу узла.

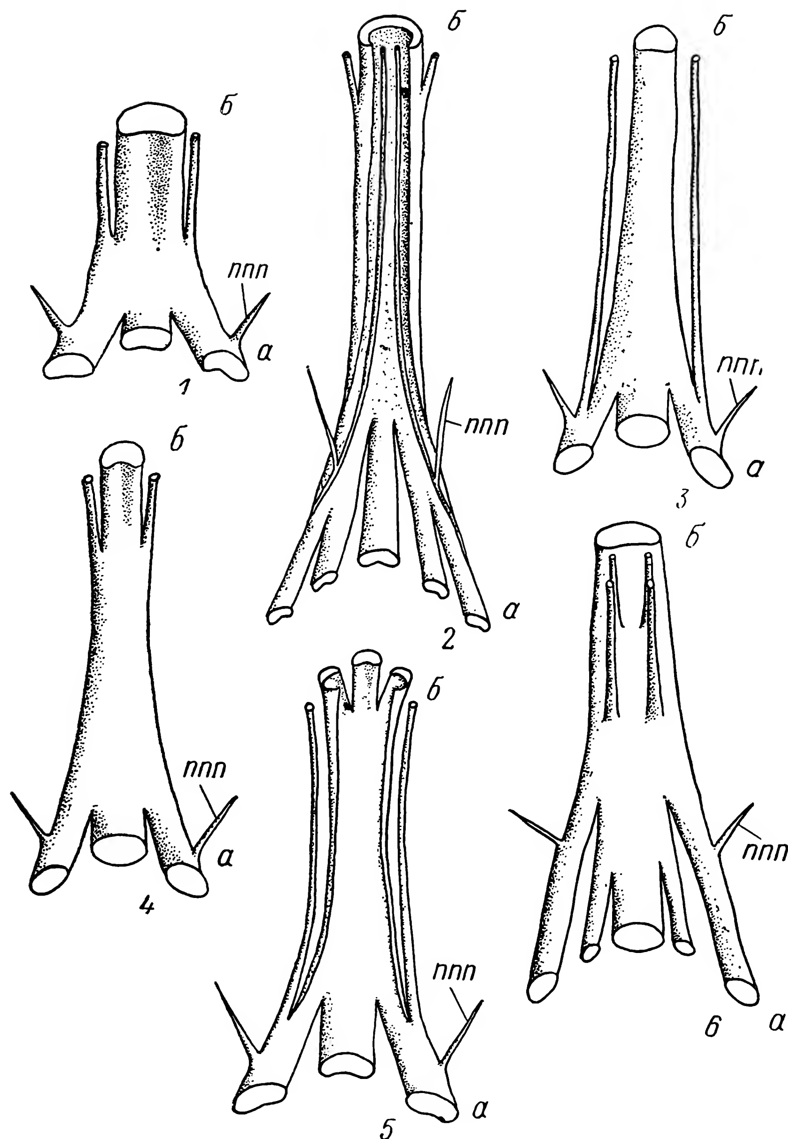
Для сем. *Rosaceae* в литературе указываются одно-, трех- и пятилакунные узлы (Sinnott, Bailey, 1914). Однолакунный однопучковый узел описан у *Spiraea*. Sinnott (1914 : 307) считал, что он образуется «путем редукции двух латеральных следов». Действительно, у *Spiraea* отсутствуют прилистники, и однолакунный однопучковый узел — результат их редукции. Sinnott и Bailey (1914), принимая за самый примитивный трехлакунный трехпучковый узел, считали, что однолакунный однопучковый образуется также в результате слияния трех пучков. Однако как происходит это конкретно — осталось неясным. Наши исследования показали, что однолакунный однопучковый узел у *Quillaja brasiliensis* и *Q. saponaria* (см. рисунок, *1*) формируется благодаря развитию пазушных прилистников. У этих видов прилистники закладываются не латерально на примордии, а с его адаксиальной стороны. Таким образом, проводящие пучки, развивающиеся под влиянием роста прилистников, входят в лакуну проводящего пучка листовой пластинки. В зоне узла три пучка сливаются, и одним слитным пучком входят в проводящую систему стебля. В основании листа от латеральных пучков отходят ответвления в прилистники, после чего оставшиеся части латеральных пучков и медианный сливаются вместе. Таким образом, топография проводящих пучков в узле и основании черешка у представителей рода *Quillaja* подтверждает зависимость развития проводящей системы узла от особенностей морфогенеза листа (в данном случае однолакунный трехпучковый узел связан с развитием пазушных прилистников). Трех- и пятилакунные узлы описаны у представителей рода *Sorbus* (Габриэлян, 1978). У *S. aucuparia* — пятилакунный пятипучковый узел. Непарноперистосложный лист с прилистниками, с акропетальным заложением листочков при формировании охватывает более 1/2 окружности конуса нарастания. В результате слияния пучков в основании черешка формируется проводящая система, состоящая из медианного и двух латеральных пучков (см. рисунок, *2*). Медианный пучок общего черешка листа формируется с участием проводящей системы листочков. Их проводящие пучки входят в медианный с образованием лакун по типу вхождения проводящих пучков листа в стебель. У *S. rhamnoides* и *S. cuspidata* листья простые, цельные, с прилистниками и перистым краспедодромным жилкованием. Узел у этих видов трехлакунный трехпучковый, проводящая система черешка от базипециоля до перипециоля представлена аркообразным медианным и 2 небольшими латеральными пучками. Такое же строение проводящей системы черешка характерно для *Kerria japonica*, *Rhodotypos kerrioides*, *Photinia serrulata*, *Docynia delavayi*, имеющих простые, цельные листья с прилистниками с перистым жилкованием пластинки (см. рисунок, *3*). Трехлакунный трехпучковый узел обнаружен нами и у других видов сем. *Rosaceae* : *Pyracantha morelii*, *P. crenulata*, *Cotoneaster henryana*, *C. salicifolia*, *Laurocerasus officinalis*, *Exochorda grandiflora*, *E. giraldii*, *Dichotomanthes tristaniaecarpa*. Они также имеют простые, цельные листья с прилистниками с перистым жилкованием пластинки, однако

от указанных выше отличаются строением проводящей системы черешка. В базипециоле три пучка сливаются в один, образуя проводящую систему слитного типа аркообразной формы, которая продолжается до основания листа. И только в перипециоле в проводящий пучок черешка входят два пучка листовой пластинки (см. рисунок, *4*). У *Physocarpus opulifolia* и *Neillia capitata* также трехпучковый трехлакунный узел (см. рисунок, *5*). Лист пальчатолопастной с прилистниками и с пальчатым жилкованием пластинки. В базипециоле 3 пучка сливаются, формируется медианный и 2 латеральных пучка. Такое строение продолжается до перипециоля, где в связи с пальчатым жилкованием пластинки медианный пучок образуется в результате слияния проводящих пучков лопастей.

Переходный от пятилакунного к трехлакунному типу узловой структуры нами обнаружен тип узла у *Osteomeles schwerinae*. У этого вида непарноперистосложный лист с прилистниками и акропетальным заложением листочков. Несмотря на то что зачаток листа занимает на конусе нарастания чуть больше 1/3 его окружности, узел у этого вида пятилакунный пятипучковый. Но два проводящих пучка (как правило, второй и четвертый) всегда крайне редуцированы. В основании листа редуцированные пучки на разном расстоянии (т. е. либо до вхождения в латеральные пучки пучков прилистников, либо после) соединяются с медианным пучком, поэтому число пучков на поперечном срезе основания листа может быть 5 или 7. После присоединения второго и четвертого пучков к медианному присоединяются первый и пятый с образованием слитной проводящей системы аркообразной формы (см. рисунок, *6*). Медианный пучок общего черешка листа формируется из проводящих пучков листочков, которые присоединяются к нему с адаксиальной стороны без образования лакун.

Однолакунный трехпучковый узел, как у *Quillaja brasiliensis* из сем. *Rosaceae*, мы наблюдаем у некоторых представителей сем. *Lauraceae*: *Cinnamomum daphnoides*, *C. zeylanicum*, *C. sieboldii*, *Lindera obtusiloba* (с акродромным жилкованием листовой пластинки) и у *Neolitsea sericea*, *Persea yunnanensis* (с перистым жилкованием). Однако в отличие от *Quillaja brasiliensis*, у которой в узле латеральные пучки связаны с развитием прилистников, у приведенных видов они представляют собой следы трехлопастного зачатка, кратковременно сохраняющиеся в узле даже в том случае, когда пластинка листа развивается только из средней лопасти, как у *Persea yunnanensis*. Строение проводящей системы черешка и узла у изученных видов лавровых связано с особенностями развития проводящей системы листа и отражает характер его становления в филоморфогенезе. У видов с акродромным жилкованием пластинки, которое указывает на исходный для них трехлопастной лист, узел однолакунный трехпучковый. В черешке эти три пучка весьма сближены, но не теряют своей автономности. У *P. yunnanensis* лист с перистым жилкованием пластинки. Свидетельством формирования его только из средней лопасти трехлопастного зачатка, а основания листа путем слитного развития трех лопастей служит строение проводящей системы в зоне узел—основание листа. Узел у *P. yunnanensis* имеет такое же строение, как и у *Cinnamomum daphnoides*, т. е. однолакунный трехпучковый, но уже в основании листа происходит слияние трех пучков. Приведенные примеры показывают зависимость развития проводящей системы листа, в частности в зоне узла и черешка, не только от особенностей онтогенеза, но и филоморфогенеза, т. е. становления его в процессе эволюции.

Основной вывод из результатов наших исследований состоит в том, что различный характер морфогенетических преобразований зачатка листа не только приводит к многообразию типов листьев и типов жилкования пластинки (что было установлено ранее — Гендельс, 1988а, б), но и лежит в основе различий в преобразовании проводящей системы листа в целом. Характер преобразования зачатка в филоморфогенезе по-разному отражается на преобразовании



Строение проводящей системы черешка (реконструкция на основе поперечных срезов) от базипециоля (*а*) до основания листа (*б*).

1 — *Quillaja brasiliensis*, *2* — *Sorbus aucuparia*, *3* — *Sorbus rhamnoides*, *4* — *Pyracantha crenulata*, *5* — *Physocarpus opulifolia*, *6* — *Osteomeles schwerinae*. *ппп* — проводящий пучок прилистника.

проводящей системы листа в разных ее частях: в узле, черешке и пластинке. Изменения в характере развития проводящей системы листа могут служить показателем способа преобразования листа в филоморфогенезе.

Из вышеизложенного вытекает, что проводящую систему узла, черешка и листовой пластинки следует рассматривать не как совокупность различных структур, каждая из которых формировалась в результате независимых эволюционных преобразований, а как единую проводящую систему листа, отражающую разные пути его онто- и филоморфогенеза. Этот вывод определяет и иной подход в использовании этих признаков в филогенетических построениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анели Н. А. Анатомия проводящей системы побега и систематика растений (каулифолиарная проводящая система древесных двудольных растений): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тбилиси, 1962. 40 с. — *Анели Н. А.* Единство систематической, филогенетической и экологической анатомии растений // Современные проблемы экологической анатомии растений. Материалы I Всесоюз. совещ. по экол. анатомии растений. Ташкент: Фан, 1987. 196 с. — *Анели Н. А.*, *Анели Дж. И.* Закономерности структуры проводящей системы листа // Тез. докл. I Всесоюз. конф. по анатомии растений. Л.: Наука, 1984. 183 с. — *Борисовская Г. М.*, *Пак А. Г.* О формировании проводящей системы побега *Coleus blumei* (*Lamiaceae*) // Вестн. ЛГУ. Биология. 1976. Вып. 21. С. 69—74. — *Борисовская Г. М.*, *Соколова Е. А.* К методике изучения структуры черешка на примере некоторых представителей сем. *Euphorbiaceae* // Вестн. ЛГУ. Биология. 1978. Вып. 15. С. 40—48. — *Габриэлян Э. Ц.* Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. — *Гендельс Т. В.* Формирование листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988а. Т. 73, № 4. С. 553—562. — *Гендельс Т. В.* Особенности морфогенеза листа древесных двудольных // Бот. журн. 1988б. Т. 73, № 11. С. 1554—1559. — *Закорко Н. Г.* Анатомические особенности черешков и узлов у представителей порядка *Urticales* в связи с их систематикой // Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1988. 18 с. — *Оганезова Г. Г.* К методике изучения структуры узла на примере представителей семейства Барбарисовых // Биол. журн. Армении. 1977а. Т. 30, № 9. С. 53—57. — *Оганезова Г. Г.* К методике изучения строения черешка на примере представителей семейства Барбарисовых // Биол. журн. Армении. 1977б. Т. 30, № 11. С. 77—83. — *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.: Наука, 1964. 236 с. — *Cusset G.* La morphogenèse du limbe des Dicotylédones // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 12. P. 2807—2839. — *Neubauer H. F.* Über Knotenbau und Blattgrundvaskulirisation bei Dicotylen. Übersicht und Zusammenfassung // Beitr. Biol. Pflanz. 1981. Bd 56, N 2—3. P. 357—366. — *Sinnott E. W.* Investigation on the phylogeny of the angiosperms. 1. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1, N 7. P. 303—322. — *Sinnott E. W.*, *Bailey I. W.* Investigation on the phylogeny of the angiosperms. 3. Nodal anatomy and the morphology of stipules // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1, N 9. P. 441—453.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 VI 1988.

УДК 581.132.1 Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

В. О. Казарян, А. С. Оганян

ВЛИЯНИЕ ЗАТЕМНЕНИЯ СТЕБЛЕЙ НА ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ РАСТЕНИЙ *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*)

V. O. KAZARJAN, A. S. OHANJAN. THE EFFECT OF OVERSHADOWING OF STEMS ON LIFE ACTIVITY OF *HELIANTHUS ANNUUS* (*ASTERACEAE*) PLANTS

Исследовано изменение некоторых физиологических параметров растения подсолнечника при затемнении нижней обезлиственной зоны (длиной 75 см) стебля. Установлено, что за месяц у растений с затемненными стеблями по сравнению с контролем уменьшилась масса корней, их поглотительная и метаболическая активность. В результате значительно сократилась общая поверхность листьев, снизилась интенсивность фотосинтеза и транспирации. Сделан вывод о том, что повышенная жизнедеятельность светового варианта обусловливается фотосинтезом стеблевых хлоропластов, ассимиляты которых поступают непосредственно в корни.

В наших прежних исследованиях роли стеблевого хлорофилла в транспорте веществ по проводящим элементам (Казарян и др., 1986; Казарян, Оганян, 1987) было отмечено, что при закрывании нижних обезлиственных зон стеблей травянистых растений светонепроницаемой бумагой существенно подавляется развитие корневой системы. Недоразвитие корней выражалось в сокращении

как общей массы, так и числа активных корней. Такой результат привел нас к убеждению, что фотосинтез нижних зон стеблей должен играть весьма заметную роль в общей жизнедеятельности растений, так как одним из решающих внутренних факторов фотосинтетической продуктивности листьев является их корнеобеспеченность (Starck, 1963, 1966; Казарян, 1969).

Для более детального исследования и интерпретации обнаруженного явления нами в 1984—1986 гг. были предприняты опыты, результаты которых излагаются ниже.

Материал и методика

В качестве объекта были взяты растения подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) сорта Аврора, которые выращивали в условиях открытой гравийной гидропоники при естественном освещении на питательной смеси растворина [1] (1 кг на 1000 л воды) с добавлением микроэлементов. С появлением 8 пар развитых листьев 6 пар нижних удаляли. Затем растения делили на 2 группы (по 10 растений). Одна из них была взята в качестве контроля (световая группа), а у растений 2-й группы нижние лишенные листьев зоны стеблей длиной 75 см прикрывались светонепроницаемой бумагой таким образом, чтобы не помешать свободному проникновению воздуха (темновая группа). При такой постановке опыта зеленые пластиды нижней зоны стеблей находились в аэрированных условиях, но были лишены возможности фотосинтезировать.

Спустя один месяц у обеих групп растений были определены следующие морфологические и физиологические параметры: масса корней и их поглощающая поверхность (Колосов, 1962), содержание форм азота в корнях и листьях по Кьельдалю, формы фосфора по Лоури и Лопецу в модификации S. Honda (1956), формы сахаров по схеме Кизеля микрометодом Хагедорн-Иенсена (Белозерский, Проскуряков, 1951), количество хлорофилла (Wettstein, 1957), интенсивность фотосинтеза с помощью инфракрасного газоанализатора ГИП-10, интенсивность транспирации (Иванов и др., 1950), водоудерживающая способность (Гусев, 1960). Поглотительная способность корней по отношению к азоту и фосфору определялась после погружения корней на 5 мин в раствор Прянишникова, последующего их промывания дистиллированной водой и лиофильной сушки. Данные обработаны статистически для выявления средней ошибки (Доспехов, 1972).

Результаты исследования и их обсуждение

Затемнение нижней лишенной листьев зоны стебля в течение месяца значительно повлияло на общую массу корней и их поглощающую поверхность (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Масса и поглощающая поверхность корней у растений *Helianthus annuus* с освещенными и затемненными стеблями (данные опытов 1984 г.)

Вариант опыта	Сухая масса корней, г		Поглощающая поверхность, $м^2$	
	всех	активных	общая	рабочая
Световой	15.73±2.16	6.48±1.13	0.53±0.013	0.29±0.046
Темновой	8.92±2.52	3.60±0.89	0.28±0.002	0.13±0.024

[1] Растворин — комплексное удобрение, аналог голландского удобрения кристаллина.

Сухая масса корней растений светового варианта оказалась в 1.7, а масса активных — в 1.8 раза больше. Соответственно больше (в 2.2 раза) общая и рабочая поглощающая поверхности. В данном случае выявилась связь между развитием корневой системы и освещением зеленых тканей нижней зоны стеблей.

Повышенное количество активных корней и их бóльшая общая поверхность, как правило, сочетаются с их высокой поглотительной и метаболической активностью (Сабинин, 1949; Колосов, 1962). Подобная зависимость констатирована и в наших опытах (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Поглотительная и метаболическая активность корней у растений *Helianthus annuus* с освещенными и затемненными стеблями

Вариант опыта	Азот			
	поглощение корнями, мг/г сух. массы за 1 мин	содержание, мг/г сух. массы		
		общий	белковый	аминный
Световой	1.96±0.04	11.2±0.38	5.77±0.001	4.93±0.13
Темновой	0.84±0.002	21.0±0.52	10.71±0.01	5.39±0.15

Таблица 2 (*продолжение*)

Вариант опыта	Фосфор		
	поглощение корнями, мг/г сух. массы за 1 мин.	содержание, мг/г сух. массы	
		органический	неорганический
Световой	0.15±0.007	1.67±0.05	0.56±0.001
Темновой	0.084±0.006	1.79±0.05	0.72±0.02

Полученные данные прежде всего свидетельствуют о высокой поглотительной способности корней в отношении азота и фосфора у растений светового варианта. Поглощение этих элементов минерального питания за единицу времени у растений светового варианта оказалось более интенсивным. Однако содержание общего и белкового азота в тех же корнях было почти в 2 раза меньше. Высокое содержание белкового и аминного азота в корнях растений темнового варианта при низкой поглотительной их способности, видимо, можно рассматривать как следствие слабого роста самих корней и замедленной передачи азотных соединений в надземные органы.

Обычно наиболее точные данные о метаболической активности корней получаются при определении форм азота и других метаболитов в пасоке. Примерное представление можно составить и на основании определения содержания метаболитов в корнях. В нашем опыте содержание аминного и белкового азота в корнях обоих вариантов находится в обратной связи с их поглотительной активностью. Это можно рассматривать как свидетельство слабой передачи указанных метаболитов к надземным органам у растений темнового варианта. У светового варианта наблюдалась противоположная картина. Корни, энергично поглощая азотистые соединения, сразу же активно подвергали их метаболизму и передавали в надземные органы, в результате чего содержание общего азота в них оказывалось меньше.

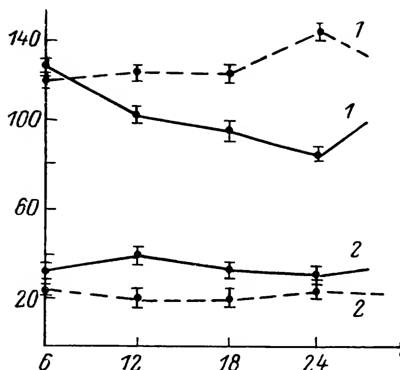


Рис. 1. Суточная динамика содержания растворимых углеводов (*1*) и крахмала (*2*) в листьях *Helianthus annuus* в зависимости от освещения стеблей.

По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — углеводы, мг/г сух. массы. *Штриховая линия* — стебли на свету; *сплошная* — стебли в темноте.

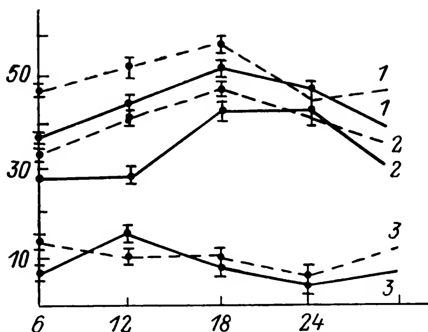


Рис. 2. Суточная динамика содержания азотистых соединений в листьях *Helianthus annuus* в зависимости от освещения стеблей.

По оси абсцисс — часы суток; по оси ординат — азот, мг/г сух. массы. *Штриховая линия* — стебли на свету; *сплошная* — стебли в темноте. *1* — общий азот, *2* — белковый азот, *3* — небелковый азот.

Поглотительная и метаболическая активность корней, как правило, коррелирует с фотосинтетической деятельностью листьев (Ничипорович, Чень-Инь, 1959; Казарян, 1969, и др.). Это положение подтвердилось и в наших опытах при учете прироста листьев, содержания хлорофилла в них и активности фотосинтеза (табл. 3).

Указанные показатели, как следует из приведенных данных, существенно отличаются у обеих групп. Влияние света на стебли и в этом случае оказалось весьма ощутимым. Повышенная корнеобеспеченность листьев у растений светового варианта привела к интенсификации роста листьев и их более активному функционированию (табл. 3).

В связи с тем что показателем уровня обмена веществ и жизнедеятельности является накопление растением органического вещества, мы исследовали в листьях двух групп также суточную динамику синтеза и оттока азотистых соединений и форм сахаров. Мы исходили из того, что показателем уровня жизнедеятельности листьев должен являться общий уровень содержания ассимилятов во все часы суток. У опытных групп были отмечены существенные различия в содержании фракций углеводов (рис. 1). Глюкозы и растворимых сахаров было больше в листьях растений светового варианта, что согласуется с их более высокой синтетической деятельностью, а крахмала — в листьях темновой группы растений, что объясняется, возможно, недостаточно быстрой эвакуа-

ТАБЛИЦА 3

Влияние условий освещения нижней безлистной зоны стебля *Helianthus annuus* на рост и жизнедеятельность листьев

Вариант опыта	Листья		Содержание хлорофилла, мг/г	Интенсивность фотосинтеза, мг CO_2/(дм^2 · ч)
	число	общая поверхность, дм^2		
Световой	11.6±0.7	40.8±2.1	3.21±0.12	18.2±0.001
Темновой	9.6±0.6	25.1±1.8	2.40±0.10	13.0±0.88

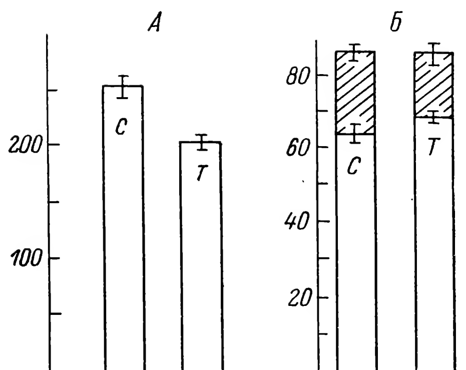


Рис. 3. Влияние условий освещения нижней безлистной зоны стеблей *Helianthus annuus* на транспирацию (*А*) и содержание воды в листьях (*Б*).

По осям ординат — интенсивность транспирации, г/(м²·ч) (*А*) и содержание воды, % (*Б*). *Светлые столбики* — свободная, *заштрихованные* — связанная вода. *С* — стебли на свету, *Т* — стебли в темноте.

цией сахаров к местам потребления из-за замедленного транспорта (Казарян и др., 1986). Что касается азотного обмена (рис. 2), то в листьях светового варианта было больше как общего, так и белкового азота во все часы суток, за исключением полуночи. В отношении небелкового азота были получены идентичные данные.

Положительное влияние оказало освещение стеблей на водный режим и транспирацию листьев (рис. 3). Было обнаружено, что более интенсивная транспирация сочетается с уменьшением содержания в листьях свободной воды и увеличением связанной. Корреляция между содержанием связанной воды в листьях и интенсивностью фотосинтеза выявлена и другими авторами (Алексеев, 1954; Гусев, 1974). Пониженная активность транспирации у растений темнового варианта сопровождалась некоторым увеличением содержания свободной и уменьшением связанной воды в листьях.

Положительное действие освещения зеленого стебля на жизнедеятельность травянистых растений не ограничивается вышеизложенным. Обнаружены также некоторые изменения морфологических параметров растений (табл. 4). Как показывают приведенные цифры, у растений светового варианта по сравнению с темновым были больше: масса корней в 1.8 раза, масса листьев — в 1.5, стеблей — в 1.4, общая масса растений светового варианта оказалась больше в 1.5 раза.

Столь существенные различия опытных групп растений, по всей вероятности, были обусловлены несколькими факторами. Во-первых, обогащением тканей нижней зоны стебля кислородом, выделяемым в процессе фотосинтеза хлоропластов стебля (Казарян, Габриелян, 1957), что привело к повышению функциональной активности проводящих элементов и ускорению транспорта ассимилятов (Казарян и др., 1986). Произошла интенсификация корне-листового обмена, что повысило общую жизнедеятельность растений. Можно предположить, что повышение содержания кислорода в стеблевых тканях способствовало развитию элементов проводящей системы. Определение диаметров стеблей выявило бóльшую их толщину у растений световой группы (табл. 4). Этот факт свидетельствует о положительном влиянии света на развитие тканей стебля. Необходимо также учесть, что относительно высокая концентрация кислорода в нижней зоне стебля могла привести к улучшению условий аэра-

ТАБЛИЦА 4

Особенности растений подсолнечника в зависимости от освещения или затемнения (данные опытов 1985 г.)

Вариант опыта	Высота растения, см	Сухая масса стебля, г	Диаметр стебля, мм	Сухая масса листьев, г	Сухая масса корней, г	Содержание хлорофилла в стебле, мг/г сух. массы
Световой	149.3±11.0	38.4±2.1	18.4±0.2	22.2±1.5	21.2±1.1	0.030±0.004
Темновой	135.0±10.7	27.3±1.4	15.3±0.3	14.6±1.0	11.9±0.8	0.017±0.001

ции корней, которые во многих случаях используют кислород, поступающий даже из листьев (Чиркова, 1988). Наконец, нужно также иметь в виду, что в результате фотосинтетической деятельности хлорофиллоносных тканей стебля корни растений светового варианта обогащаются дополнительным количеством ассимилятов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. М. Зависимость фотосинтеза от состояния воды // Учен. зап. Казан. гос. ун-та. 1954. Т. 114, № 8. С. 167—178. — *Белозерский А. Н.*, *Проскуряков Н. И.* Практическое руководство по биохимии растений. М.: Сов. наука, 1951. 389 с. — *Вознесенский В. Л.*, *Заленский О. В.*, *Семихатова О. А.* Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М.; Л.: Наука, 1965. 305 с. — *Гусев И. А.* Некоторые методы исследования водного режима растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 60 с. — *Гусев Н. А.* Состояние воды в растении. М.: Наука, 1974. 134 с. — *Доспехов Б. Л.* Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. М.: Колос, 1972. 206 с. — *Иванов Л. А.*, *Силина А. А.*, *Цельникер Ю. Л.* О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот. журн. 1950. Т. 35, № 2. С. 171—186. — *Казарян В. О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 314 с. — *Казарян В. О.*, *Габриелян Г. Г.* О роли феллодермы в передвижении пластических веществ у растений // Докл. АН АрмССР. 1957. Т. 24, № 4. С. 183—188. — *Казарян В. О.*, *Оганян А. С.* Роль стеблевого хлорофилла в передвижении воды по ксилеме травянистых растений // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40, № 1. С. 5—10. — *Казарян В. О.*, *Оганян А. С.*, *Геворкян Г. А.* Влияние света на скорость передвижения ^{14}C-сахаров в стеблевых отрезках травянистых растений // Физиология растений. 1986. Т. 33, вып. 4. С. 637—642. — *Колосов И. И.* Поглотительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 385 с. — *Ничипорович А. А.*, *Чень-Инь.* Фотосинтез и поглощение элементов минерального питания и воды корнями растений // Физиология растений. 1959. Т. 6, вып. 5. С. 513—521. — *Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений // Тимирязевские чтения. 1949. Вып. 9. 48 с. — *Чиркова Т. В.* О путях приспособления растений к гипоксии и аноксии // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 2. С. 393—411. — *Honda S. T.* The salt respiration and phosphate contents of barley roots // Plant Physiol. 1956. Vol. 31, N 1. P. 62—70. — *Starck Z.* Influence of root removal on the translocation of photosynthates // Bul. Acad. Polon. Sci. Ser. sci. biol. 1963. Vol. 11, N 10. P. 501—507. — *Starck Z.* Relation between translocation of ^{14}C-assimilates and growth rate of sunflower, lupine, and bean plants // Bul. Acad. Polon. Sci. Ser. sci. biol. 1966. Vol. 14, N 5. P. 359—366. — *Wettstein D.* Chlorophyll-letale und der submikroskopische Formwechsel der Plastiden // Exp. Cell Res. 1957. Vol. 12, N 3. P. 427—487.

Институт ботаники АН АрмССР,
Институт агрохимических проблем
и гидропоники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 5 IV 1988.

УДК 581.524 : 632 : 937.2

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

Т. И. Васильченко

ЦЕНОПОПУЛЯЦИИ НЕМОРАЛЬНЫХ ВИДОВ В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИОННОЙ ДИГРЕССИИ

T. I. VASILCHENKO. COENOPOPULATIONS OF NEMORAL SPECIES UNDER THE CONDITIONS OF RECREATION DIGRESSION

Представлены материалы по динамике возрастного состава ценопопуляций отдельных видов травяного покрова дубрав на разных ступенях рекреационной дигрессии.

Установлено, что рекреационная дигрессия приводит к разрушению структуры лесных фитоценозов, которое связано не только с вытаптыванием, но и со сбором красивоцветущих дубравных видов в букеты, нарушающим процессы их семенного возобновления.

Антропогенные формы воздействия на лесные фитоценозы чрезвычайно разнообразны, и одной из них является рекреационная дигрессия (РД). В наибольшей степени РД подвержены пригородные леса. В результате исследований

разных авторов установлено, что под влиянием высоких рекреационных нагрузок ухудшается общее состояние лесных фитоценозов, при этом существенно изменяются не только древесный и кустарниковый ярусы, но и травяной покров, лесная подстилка, почва (Казанская, Ланина, 1975; Казанская и др., 1977; Таран, Спиридонов, 1977; Васильченко, 1987; Рысина, Рысин, 1987).

Динамические процессы, происходящие в лесных фитоценозах, под воздействием рекреационных нагрузок в первую очередь отражаются на составе ценопопуляций отдельных видов.

Ценопопуляционный анализ в настоящее время широко используется для изучения динамики структуры фитоценозов (Егорова, 1973; Уранова, 1975; Торопова, 1977; Заугольнова, Смирнова, 1978; Жукова, 1979, 1980; Смирнова, 1980; Васильченко, Драгин, 1980; Заугольнова, 1982; Курченко, 1982; Васильченко, 1982, 1985).

Ценопопуляционный уровень исследования динамических процессов в фитоценозах позволяет выявить направленность этих процессов при воздействии РД и их последствия.

Объектами исследований были отдельные виды из синузии эфемероидов (*Scilla sibirica* Haw., *Corydalis marschalliana* Pers., *C. solida* (L.) Clairv.) и из синузии дубравного широкотравья (*Pulmonaria obscura* Dumort., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Campanula trachelium* L.).

Изучение ценопопуляций осуществлялось по методикам Т. А. Работнова (1950а, б), А. А. Уранова (1975) и его учеников (Смирнова и др., 1976).

При учете возрастного состава ценопопуляций использовали площадки разных размеров, в разной повторности, что связано с различной плотностью ценопопуляций и особенностью распределения и встречаемости в травяном покрове. Для *Scilla sibirica* учетная площадка была взята размером 25×25 см в 50-кратной повторности, для видов рода *Corydalis* — 50×50 см в 50-кратной повторности, для *Pulmonaria obscura* и *Lathyrus vernus* — 1 м^2 в 100-кратной повторности, для *Campanula trachelium* — 10 м^2 в 10-кратной повторности, 25×25 см в 100-кратной повторности при изучении ценопопуляционных локусов.

Исследования проводили в осоково-снытевой дубраве в 1980—1986 гг. в Правобережном лесничестве Учебно-опытного лесхоза ВЛТИ в окрестностях г. Воронежа.

Динамику травяного покрова и возрастной структуры ценопопуляций изучали с использованием разработанной нами на основе принципа построения экологических шкал Л. Г. Раменского (Раменский и др., 1956) 7-ступенчатой шкалы РД. Общепринятая 5-ступенчатая шкала включает очень крупные градации стадий, согласно которым уже на III ступени происходят кардинальные сукцессионные перестройки. Разрушение коренного фитоценоза отмечается на IV ступени (Казанская, Ланина, 1975). Граница устойчивости синузии эфемероидов и дубравного широкотравья по этой шкале находится между I и II ступенями, поэтому изучать динамические процессы, происходящие в ценопопуляциях, с помощью 5-ступенчатой шкалы оказалось невозможным. Все это привело к необходимости использовать более дробную шкалу (Васильченко, Драгин, 1980). За исходное состояние была принята II ступень РД, так как в условиях Правобережного лесничества, находящегося в зоне активной рекреации, выделить с достаточной достоверностью участки, абсолютно не подверженные антропогенному влиянию, практически невозможно.

II ступень РД характеризуется довольно большим видовым разнообразием травяного покрова, на 100 м^2 насчитывается 20 видов, общее проективное покрытие равно 60 %. На этой ступени преобладает *Aegopodium podagraria* L., ее проективное покрытие составляет 31 %, несколько меньше *Carex pilosa* Scop. — 24 %, обильны и другие типичные виды дубрав (*Pulmonaria obscura*, *Lathyrus vernus*, *Asarum europaeum* L., *Stellaria holostea* L.), которые составляют

ТАБЛИЦА 1

Влияние рекреационной дигрессии на эколого-фитоценотический состав травяного покрова осоково-снытевой дубравы

Эколого-фитоценотические группы, %	Ступени РД					
	II	III	IV	V	VI	VII
Дубравные виды	65	50	47.3	16.6	—	—
Опушечно-дубравные	35	46.2	31.6	33.4	10	—
Луговые	—	—	—	10.0	50.0	14.3
Сорно-рудеральные	—	3.8	21.1	40.0	40.0	85.7

65 % от общего числа видов. Однако уже на этой ступени в видовом составе отмечается присутствие опушечно-дубравных видов (*Geum urbanum* L., *Torilis japonica* (Houtt.) DC., *Lamium maculatum* (L.) L., *Veronica chamaedrys* L. и др.), встречающихся единично. На II ступени древесные и кустарниковые ярусы почти не испытывают влияния РД. Сомкнутость крон равна 0.7. Тропиночная сеть едва намечается (табл. 1).

На III ступени РД общее число видов несколько увеличивается (до 26) за счет внедрения новых опушечно-дубравных видов. В составе травяного покрова происходят существенные изменения, сокращается проективное покрытие *Aegopodium podagraria* (до 10 %), доминантная роль переходит к *Carex pilosa* (20 %). Общее проективное покрытие снижается до 40 %. Сомкнутость крон не изменяется. Тропиночная сеть четкая, но негустая. Повреждения древесно-кустарниковых пород невелики.

На IV ступени РД изменения в составе травяного покрова еще более значительны. Общее проективное покрытие составляет всего 10 %. Почти исчезают из состава травяного покрова *Aegopodium podagraria* и *Carex pilosa*, на этой ступени они представлены лишь старыми вегетативными и ювенильными сильно угнетенными особями. Сомкнутость крон не изменяется, но древесные и кустарниковые породы несут следы болезней и разнообразных механических повреждений. На вытоптанных площадках с нарушенным травяным покровом появляется множество всходов, проростков и ювенильных особей древесных и кустарниковых пород, но жизненность их сильно снижена, все они находятся в угнетенном состоянии и в этих условиях не имеют перспектив для развития.

На V ступени РД заметные изменения наблюдаются в древесных и кустарниковых ярусах. Сомкнутость крон снижается до 0.3. Кустарники, древесно-кустарниковый подрост сохраняются лишь вблизи крупных деревьев. Деревья и кустарники образуют куртины, чередующиеся с открытыми пространствами, на которых разрастаются опушечно-дубравные и сорно-рудеральные виды, общее проективное покрытие повышается до 60 %. На этой ступени местами образуют заросли *Torilis japonica*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica* L., *Sonchus arvensis* и другие виды.

На VI ступени РД почти исчезают из состава фитоценоза кустарники, древесный и кустарниковый подрост, в травяном покрове преобладают луговые виды, способные выносить вытаптывание (*Trifolium repens* L., *Poa pratensis* L.), сорно-рудеральные (*Poa annua* L.) и другие виды. Общее проективное покрытие составляет 80 %.

На VII ступени РД в результате вытаптывания общее проективное покрытие травяного покрова снижается до 7 %, в его составе начинает преобладать *Polygonum aviculare* L. Сомкнутость крон падает до 0.2, все деревья поражены болезнями и имеют механические повреждения.

Таким образом изменяется состав лесного фитоценоза на разных ступенях шкалы РД. Граница устойчивости исследованных видов эфемероидов и дубрав-

ТАБЛИЦА 2

Влияние рекреационной дигрессии (РД) на возрастной состав ценопопуляций синузии дубравных эфемероидов

Ступень РД	Численность возрастных групп								Общее число особей	Участие, %		
	p	*j*	*im*	*v*	g^1	g^2	g^3	*s*		А	Б	В
	А				Б			В				
Scilla sibirica (учетная площадка 25×25 см)												
II	0.72	0.94	1.32	2.16	4.0	2.52	0.26	—	11.92	43.12	56.88	—
III	2.30	4.66	4.80	2.02	2.92	0.68	0.16	—	17.54	78.57	21.43	—
IV	2.20	1.70	1.20	0.94	1.06	0.14	—	—	7.24	83.42	16.58	—
Corydalis marschalliana (учетная площадка 50×50 см)												
II	6.4	2.0	1.3	2.8	4.2	1.2	0.5	0.1	18.5	67.5	32.0	0.5
III	11.0	5.0	2.3	4.5	3.5	0.7	0.3	—	27.5	83.7	16.3	—
IV	4.8	2.4	1.0	2.1	1.0	—	—	—	11.4	90.3	9.7	—
Corydalis solida (учетная площадка 50×50 см)												
II	1.5	3.0	2.5	2.7	4.8	1.2	0.2	—	15.9	61.0	39.0	—
III	5.5	4.0	3.8	3.6	1.6	0.5	0.1	—	19.2	88.5	11.5	—
IV	0.5	2.5	0.4	2.4	0.5	—	—	—	6.3	92.1	7.9	—

Примечание. Возрастные группы: *p* — проростки, *j* — ювенильная, *v* — виргинильная, *im* — имматурная, g^1 — молодая генеративная, g^2 — средневозрастная генеративная, g^3 — старая генеративная, *s* — сенильная; А — особи виргинильного (прегенеративного периода), Б — особи генеративного периода, В — особи постгенеративного периода.

ного широкотравья, за исключением *Campanula trachelium*, определяется IV ступенью РД, поэтому изучение влияния РД на ценопопуляции проводилось на II, III и IV ступенях РД, для *C. trachelium* пришлось ограничиться только II и III ступенями.

Синузия эфемероидов занимает определенную экологическую нишу в дубравных фитоценозах и оказывает большое влияние на формирование биомассы травяного покрова. РД существенным образом изменяет возрастную структуру ценопопуляций. Ценопопуляции исследованных видов эфемероидов характеризуются интенсивным семенным возобновлением, поэтому в их возрастных спектрах преобладают особи виргинильного (прегенеративного) периода. В исходном состоянии на II ступени РД у *Scilla sibirica* соотношение численности особей виргинильного и генеративного периодов составило 0.8 : 1, у *Corydalis marschalliana* — 2 : 1, у *Corydalis solida* — 1.5 : 1. В группе особей генеративного периода во всех ценопопуляциях преобладали молодые генеративные растения (табл. 2).

На III ступени РД отмечается у всех видов увеличение общей численности ценопопуляций. Соотношение возрастных групп виргинильного и генеративного периодов у *Scilla sibirica* составило 3.5 : 1, у *Corydalis marschalliana* — 5 : 1, у *C. solida* — 7.7 : 1. В результате повышения интенсивности рекреации из-за вытаптывания и сбора в букеты наиболее крупных и красивоцветущих особей сокращается число генеративных растений, уменьшается их высота, снижается жизненность всей ценопопуляции. Вследствие выпадения и отчуждения генеративных растений на освобождающейся площади увеличивается численность возрастных групп виргинильного периода. Этот факт объясняется также снижением напряженности конкурентных взаимоотношений с другими растениями, которые подвергаются угнетающему действию рекреации.

На IV ступени РД в ценопопуляциях наблюдается резкое снижение их численности, распределение особей становится не диффузным, а локальным.

Участки ценопопуляций образуют ценопопуляционные локусы, которые располагаются около стволов крупных деревьев и под кустарниками, жизненность ценопопуляций еще больше падает, цветущие молодые и средневозрастные генеративные особи приобретают карликовый габитус. В ценопопуляциях значительно сокращается участие средневозрастных генеративных особей у *Scilla sibirica*, у видов рода *Corydalis* эта возрастная группа исчезает из состава ценопопуляций. У всех трех видов на IV ступени РД не обнаружены старые генеративные особи. Соотношение возрастных групп виргинильного и генеративного периодов изменяется в еще большей степени, увеличивается роль виргинильных растений. В ценопопуляции *Scilla sibirica* оно составило 5 : 1, *Corydalis marschalliana* — 9 : 1, *C. solida* — 11.6 : 1. Такова реакция эфемероидов на рекреационную дигрессию. Все эти три вида обнаруживают одинаковую закономерность в реакции на интенсивность РД.

При длительном воздействии экстремальных условий рекреации резервы семенного запаса в почве истощаются, и на V ступени РД происходит полное уничтожение синузии эфемероидов в травяном покрове дубрав.

Влияние РД на ценопопуляции отдельных видов синузии дубравного широкотравья изучалось также на ее разных ступенях.

Ценопопуляции *Pulmonaria obscura* и *Lathyrus vernus* примерно одинаково реагируют на повышение интенсивности РД. Прежде всего сокращается общая численность особей, особенно на IV ступени РД (табл. 3). Резко уменьшается число средневозрастных генеративных особей. У *Pulmonaria obscura* особи

ТАБЛИЦА 3

Влияние рекреационной дигрессии на возрастной состав ценопопуляций синузий дубравного широкотравья

Ступени РД	Численность возрастных групп									Общее число особей	Участие, %		
	p	j	im	v	g^1	g^2	g^3	ss	s		А	Б	В
	А				Б			В					
Pulmonaria obscura (учетная площадка 1 м^2)													
II	—	1.0	4.4	1.4	1.2	2.8	0.4	—	0.04	11.24	60.5	39.1	0.4
III	—	0.4	2.0	0.4	0.8	0.24	0.12	—	0.08	4.04	69.5	28.7	1.8
IV	0.1	0.3	0.7	0.2	0.2	0.03	—	—	0.10	1.63	79.8	14.1	6.1
Lathyrus vernus (учетная площадка 1 м^2)													
II	—	0.3	0.3	0.8	0.7	1.1	0.5	0.3	0.06	4.06	34.5	56.7	8.8
III	—	0.2	0.6	0.5	0.4	0.4	0.3	0.15	0.03	2.58	50.4	42.6	7.0
IV	—	0.2	0.25	0.3	0.16	0.1	0.03	0.06	0.03	1.13	66.4	25.6	8.0
Campanula trachelium (учетная площадка 10 м^2)													
II	—	0.2	0.5	0.7	2.2	1.0	0.4	—	0.1	5.1	27.6	70.6	1.8
III	—	0.1	0.3	0.3	0.9	0.1	0.1	—	—	1.8	38.8	61.2	—
Ценопопуляционные локусы *Campanula trachelium* в «окнах» (в пересчете на 10 м^2)													
II	—	4	4	12	48	24	—	—	—	92	21.7	78.3	—
III	—	4	8	8	32	4	4	—	—	60	33.3	66.7	—
Ценопопуляционные локусы *Campanula trachelium* вдоль дорог и тропинок (в пересчете на 10 м^2)													
II	—	1.6	0.4	0.4	7.6	5.6	0.4	—	—	16	15.0	85.0	
III	—	1.2	0.8	0.4	3.6	0.4	0.4	—	—	6.8	35.3	64.7	

Примечание. *ss* — старые вегетативные особи. Остальные условия обозначения см. в табл. 2.

этой группы на IV ступени РД почти исчезают из состава ценопопуляции, а у *Lathyrus vernus* их число сокращается в 10 раз. По мере увеличения интенсивности доля участия генеративной группы закономерно снижается, а виргинильной — возрастает. На IV ступени РД соотношение возрастных групп виргинильного и генеративного периодов у *Pulmonaria obscura* составило 5 : 1, у *Lathyrus vernus* — 2.5 : 1. Из этих двух видов первый обладает меньшей устойчивостью к рекреационной дигрессии (табл. 3).

Еще меньшая сопротивляемость отрицательному влиянию РД у *Campanula trachelium*, ценопопуляции этого вида разрушаются полностью и исчезают из состава напочвенного покрова на IV ступени РД.

Campanula trachelium характеризуется неравномерным распределением в составе напочвенного покрова осоково-снытевой дубравы. Этот вид встречается рассеянно под пологом древесных и кустарниковых пород, а также образует скопления — ценопопуляционные локусы в более освещенных местах вдоль дорог, тропинок, в «окнах», положительно реагирует на рубки ухода в местах нарушения травяного покрова.

Вследствие этих особенностей распределения состав ценопопуляций изучался как под пологом, так и в ценопопуляционных локусах.

В ценопопуляциях *C. trachelium* с увеличением интенсивности рекреационной нагрузки закономерно снижается общая численность растений, особенно сильно влияет РД на средневозрастные генеративные особи. В условиях III ступени РД учет генеративных особей проводился по остаткам генеративных побегов, так как они были оборваны в самом начале цветения. Семенное возобновление в этом случае осуществляется за счет цветков, развивающихся в нижней части цветоносного побега и зацветающих уже после обрыва его верхушки. В условиях IV ступени РД колокольчик крапиволистный встречается единично по опушкам, вдоль дорог.

Таким образом, граница устойчивости исследованных ценопопуляций определяется в основном IV ступенью РД, на которой происходит почти полное разрушение травяного покрова осоково-снытевой дубравы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко Т. И. Влияние рекреационной дигрессии на возрастной состав ценопопуляций медуницы неясной // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск: Изд-во Брянск. технолог. ин-та, 1982. Вып. 8. С. 11—13. — *Васильченко Т. И.* Характеристика возрастных состояний в онтогенезе сочевичника весеннего и колокольчика крапиволистного // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Брянск: Изд-во Брянск. технолог. ин-та, 1985. Вып. 11. С. 15—18. — *Васильченко Т. И.* Динамика видового состава напочвенного покрова дубрав в условиях рекреационной дигрессии. М., 1987. 101 с. Деп. в ЦБНТИлесхоз 30.03.87, № 574—лх—87, № 7. — *Васильченко Т. И.*, *Драгин С. В.* Влияние рекреационной дигрессии на возрастной состав ценопопуляций пролески сибирской в дубраве // Лесная геоботаника и биология древесных растений. Тула: Изд-во Тульск. политехн. ин-та, 1980. Вып. 6. С. 16—19. — *Егорова В. Н.* Влияние режима хозяйственного использования на численность и возрастной спектр ценопопуляций ежи сборной на Окских лугах // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 6. С. 76—89. — *Жукова Л. А.* Большой жизненный цикл луговика извилистого и структура его ценопопуляций // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 4. С. 325—400. — *Жукова Л. А.* Влияние географических и антропогенных факторов на возрастной состав ценопопуляций луговика дернистого // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 87—100. — *Заугольнова Л. Б.* Пространственная структура и взаимоотношения ценопопуляций некоторых степных злаков // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 68—81. — *Заугольнова Л. Б.*, *Смирнова О. В.* Возрастная структура ценопопуляций многолетних растений и ее динамика // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 6. С. 849—858. — *Казанская Н. С.*, *Ланина В. В.* Методика изучения влияния рекреационных нагрузок на древесные насаждения лесопаркового пояса г. Москвы в связи с вопросами организации территории массового отдыха и туризма. М.: Изд-во МГУ, 1975. 65 с. — *Казанская Н. С.*, *Ланина В. В.*, *Марфенин Н. Н.* Рекреационные леса. М.: Лесн. пром-сть, 1977. 96 с. — *Курченко Е. И.* Динамика ценопопуляций и микроэволюционный процесс // Биология, экология, взаимоотношения популяций растений. М.: Наука, 1982. С. 31—34. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950а. Сер. 3. С. 7—204. — *Работнов Т. А.* Вопросы изучения состояния ценопопуляций для

целей фитоценологии // Проблемы ботаники. Л.: Изд-во АН СССР, 1950б. Т. 1. С. 465—483. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Рысина Г. П., Рысин Л. П.* Оценка антропотолерантности лесных травянистых растений // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука, 1987. С. 26—35. — *Смирнова О. В.* Поведение и функциональная организация травяного покрова широколиственных лесов европейской части СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 5. С. 53—67. — *Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Ермакова И. М.* и др. Ценопопуляция растений. М.: Наука, 1976. 216 с. — *Таран И. В., Спиридонов В. Н.* Устойчивость рекреационных лесов. Новосибирск: Наука, 1977. 179 с. — *Торопова Н. А.* Развитие заросли пролесника // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 10. С. 1433—1440. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.

Воронежский лесотехнический институт. Получено 7 III 1988.

УДК 582.89 (571.6) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

Ю. В. Даушкевич, М. Г. Пименов, Г. Н. Девяткова

БИОМЕТРИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ В КОМПЛЕКСЕ *BUPLEURUM LONGIRADIATUM—B.SACHALINENSE* (*UMBELLIFERAE—APIOIDEAE*)

JU. V. DAUSHKEVICH, M. G. PIMENOV, G. N. DEVIATKOVA. BIOMETRIC STUDY OF VARIABILITY IN THE COMPLEX *BUPLEURUM LONGIRADIATUM—B. SACHALINENSE* (*UMBELLIFERAE—APIOIDEAE*)

Исследование изменчивости морфологических признаков двух видов *Bupleurum* с применением метода главных компонент показало, что нет оснований для выделения *B. sachalinense* в качестве самостоятельного вида по отношению к *B. longiradiatum*.

При таксономическом изучении сложных полиморфных циклов часто оказывается недостаточным использование морфолого-географического метода систематики в его традиционной форме. Поскольку различие критических таксонов в таких циклах обычно носит количественный характер, существуют и могут существовать переходные по своим признакам экземпляры, что может быть обусловлено наличием клинальной изменчивости и (или) гибридизации. При исследовании таких циклов широко применяются методы биометрии, в первую очередь многомерно-статистические методы, реализуемые с помощью машинных алгоритмов.

Подобный цикл видов существует в секции *Bupleurum* (подсекция *Archaeopleurum* Lincz.) рода *Bupleurum* L. на Дальнем Востоке. Кроме основного вида цикла *B. longiradiatum* Turcz., описанного (из Забайкалья) ранее других видов цикла (Turczaninow, 1844) и имеющего самое широкое распространение, позднее был выделен ряд других таксонов разного ранга. Это — *B. sachalinense* Fr. Schmidt (Schmidt, 1868), *B. longiradiatum* var. *breviradiatum* Fr. Schmidt (Maximovicz, 1859), *B. schikotanense* Hiroe (Hiroe, 1952) и др. В дальнейшем эти таксоны и соответственно объем вида и границы распространения *B. longiradiatum* трактовались различно. Так, *B. sachalinense* позднее рассматривался как самостоятельный вид (Линчевский, 1950; Горовой, 1966), как подвид (Kitagawa, 1961; Ворошилов, 1982), разновидность (Boissieu, 1910), форма (Kitagawa, 1960) *B. longiradiatum* или был приравнен к ранее описанной var. *breviradiatum* (Козо-Полянский, 1914; Kitagawa, 1960; Shan, Li, 1974; Li, Sheh, 1979). В работе M. Hiroe и L. Constance (1958) *B. sachalinense* цитируется как синоним

B. longiradiatum. Вид *B. schikotanense* либо приводился как самостоятельный, либо рассматривался как подвид (Ворошилов, 1982) или разновидность (Kitagawa, 1960) *B. longiradiatum*, либо отождествлялся с *B. longiradiatum*. При обработке зонтичных для сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» одним из авторов (Пименов, 1987а) была принята широкая трактовка объема вида *B. longiradiatum*, но при этом сделана оговорка, что подробное биометрическое изучение в сочетании с культивированием образцов разного географического происхождения в одинаковых условиях, возможно, приведут к выделению каких-то внутривидовых таксонов в пределах цикла. Позднее появилась статья (Gorovoy, Volkova, 1987), специально посвященная этой проблеме. Сравнение видов *B. longiradiatum* и *B. sachalinense* проводилось авторами по разным признакам — внешнеморфологическим, карпологическим, кариологическим. Авторы статьи пришли к выводу, что строение плодов и состав кариотипов этих двух видов идентичны, но они различаются по трем признакам — длине цветоножек при плодах, форме оберток и оберточек, наличию или отсутствию выраженного центрального зонтика. При этом для *B. longiradiatum* указан ареал — от Забайкалья до Японии, для *B. sachalinense* — Сахалин и Приморье (побережье Японского моря). В целом указанные в литературе отличия двух видов сведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Диагностические признаки *Bupleurum longiradiatum* и *B. sachalinense* (по литературным данным)

Признаки	*B. longiradiatum*	*B. sachalinense*
Цветоножки	Обычно длинные, при плодах вытягивающиеся до 10—15 мм, превышают оберточку в 2—2.5 раза	Более короткие, при плодах не вытягивающиеся, короче оберточки
Листочки оберточки	Ланцетные или эллиптически-ланцетные, 1—2.5 (3) мм дл. и около 1 мм шир.	Яйцевидные, более крупные, до 4 мм дл. и 2—2.5 мм шир.
Листочки обертки	Мелкие, линейные или ланцетные	Более крупные, яйцевидные или эллиптические
Центральный зонтик	Не выделяется	Ярко выражен
Вегетативная сфера	Листья тонкие, прямые	Стебель более облиственный, извилистый и ребристый, листья плотные, жесткие, серповидно изогнутые
Распространение	Преимущественно материковый вид	Преимущественно островной вид (Сахалин, Южные Курилы, о-в Хоккайдо)

Нами было предпринято биометрическое исследование изменчивости диагностических признаков, указанных в литературе, с целью выяснения статуса этих двух видов.

Для изучения внутривидовой изменчивости у таксонов в сложных полиморфных комплексах в настоящее время широко используется ряд методов ординации, в частности анализ главных компонент (Blackith, Reyment, 1971; Sneath, Sokal, 1973; Пименов, 1987б). Этот метод позволяет наглядно представить характер дифференциации объектов по многим признакам в пространстве малой размерности, т. е. визуализировать все многообразие отношений таксонов. Мы остановились на этом хорошо разработанном методе, стандартные программы которого входят в состав различных широко распространенных пакетов. Расчеты проводились на ЭВМ ЕС-1045 по программе W. J. Wanslfeldt и J. C. Davis (1968), модифицированной Г. Н. Девятковой.

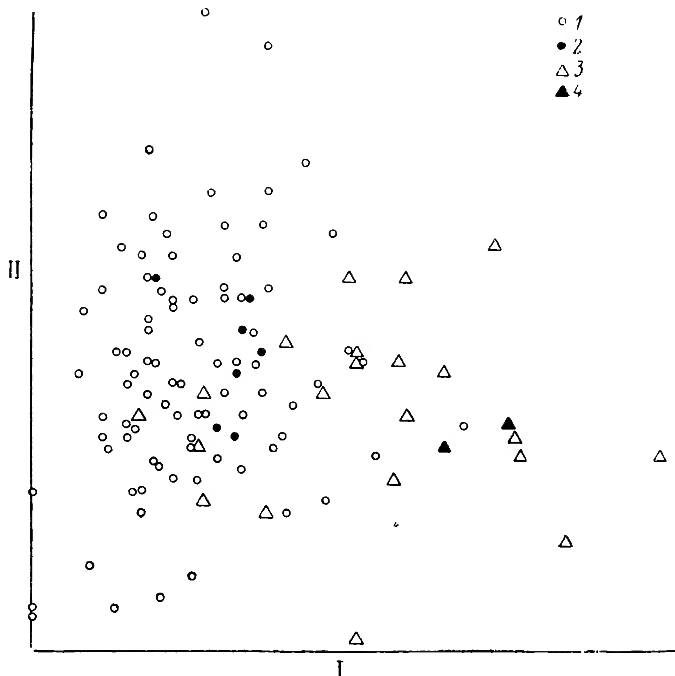


Рис. 1. Диаграмма разброса объектов по I и II главным компонентам.

1 — ***Bupleurum longiradiatum***, *2* — ***B. longiradiatum*** (типовой материал), *3* — ***B. sachalinense***, *4* — ***B. sachalinense*** (типовой материал).

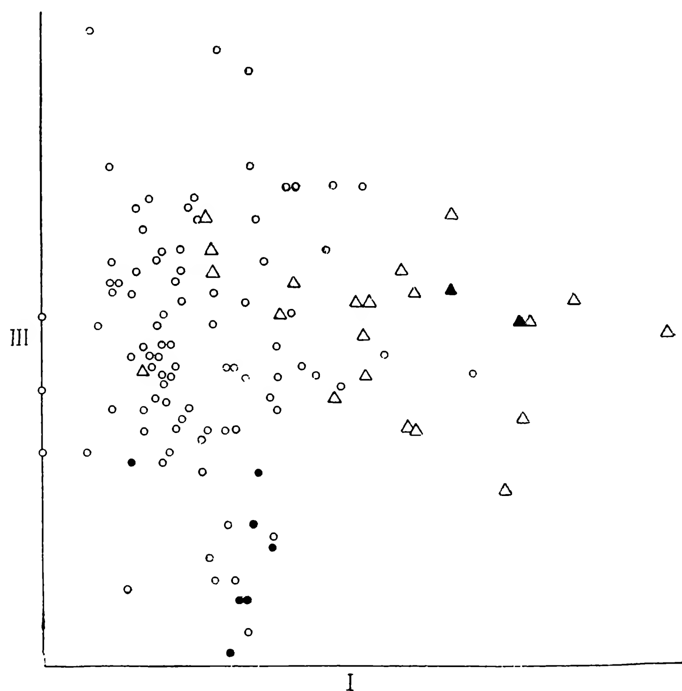


Рис. 2. Диаграмма разброса объектов по I и III главным компонентам.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

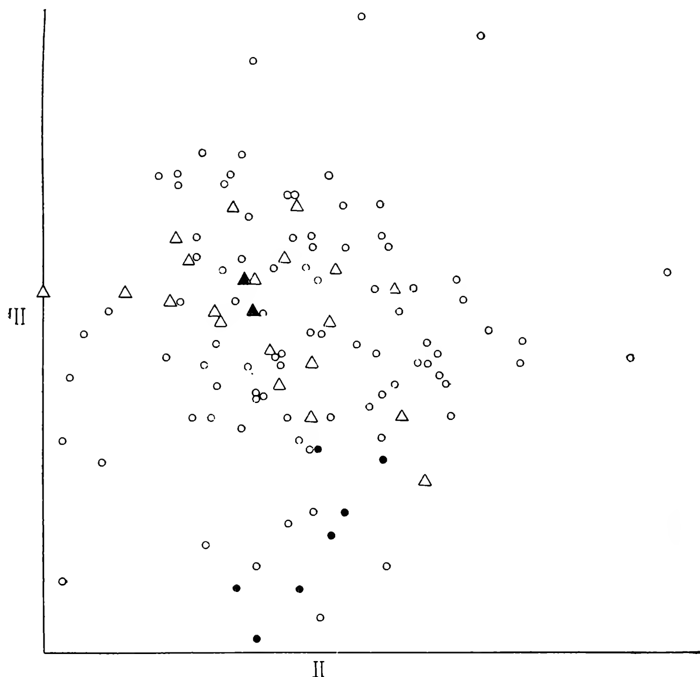


Рис. 3. Диаграмма разброса объектов по II и III главным компонентам.

Условные обозначения те же, что и на рис. 1.

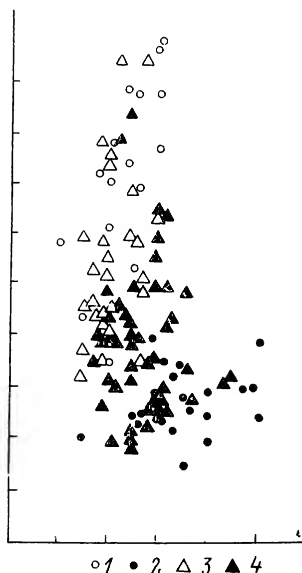


Рис. 4. Диаграмма разброса *Bupleurum longiradiatum* по длине оберточек (по оси абсцисс) и длине цветоножек при плодах (по оси ординат).

Происхождение образцов: *1* — Забайкалье, *2* — Приморье, *3* — Приамурье, *4* — Сахалин, Курильские острова и о-в Хоккайдо. Одно деление на осях — 1 мм.

Нами был просмотрен гербарный материал, в том числе типовой, по обоим видам из гербариев LE, MW, MHA; для биометрического изучения отобрано 117 полноценных образцов, имеющих стеблевые листья и находящихся в фазе плодоношения. Использовались следующие 12 количественных признаков: длина и ширина среднего стеблевого листа, их отношение, отношение средней длины лучей зонтиков 1-го порядка к средней длине лучей зонтиков 2-го порядка, максимальная длина и ширина листочков обертки, средняя длина и ширина листочков оберточки, число жилок на листочке оберточки, средняя длина цветоножек при плодах, число лучей зонтика 1-го порядка, среднее число лучей зонтиков 2-го порядка.

Результаты обработки данных представлены на рис. 1—3 и в табл. 2. Следует отметить, что первые три компоненты отражают более 60 % общей дисперсии, т. е. большую часть изменчивости исходного материала. Каждая точка на рисунках представляет положение одного гербарного образца в редуцированном пространстве признаков в соответствии с ее координатой на осях I, II, III компонент. Нагрузки признаков на компоненты, приведенные в табл. 2, показывают, что I компонента отражает в основном изменчивость размеров обертки и оберточки, II — размеров листа, III — размеров цветоножек, соотношения зонтиков 1 и 2-го порядков.

Метод главных компонент в данном случае не позволяет разбить исходную совокупность объектов на группы, в том числе разделить образцы, определенные как *B. longiradiatum* и *B. sachalinense*. Наилучшее разделение изучаемых видов наблюдается при распределении материала по I и III компонентам (рис. 2). Типовые образцы *B. longiradiatum* и *B. sachalinense*, отражающие, видимо, крайние варианты изменчивости, находятся вне зоны интерградации,

ТАБЛИЦА 2

Доля общей изменчивости и нагрузки отдельных признаков по первым трем компонентам

	Компоненты		
	I	II	III
Доля общей изменчивости, %	33.69	16.35	11.61
Нагрузки признаков			
длина листа	0.04	0.60	0.08
ширина листа	0.10	0.68	—0.14
отношение длины листа к его ширине	—0.14	—0.32	0.29
длина лучей центрального зонтика / длина лучей зонтика 2-го порядка	0.12	—0.21	—0.57
длина листочков обертки	0.42	—0.06	—0.01
ширина листочков обертки	0.36	—0.12	—0.13
длина листочков оберточки	0.40	—0.01	0.07
ширина листочков оберточки	0.40	—0.08	0.18
число жилок	0.31	—0.01	0.32
длина цветоножек	—0.20	—0.02	—0.55
число лучей центрального зонтика	0.32	—0.08	—0.21
число лучей зонтиков 2-го порядка	0.29	0.05	—0.25

не попадает в нее и часть сборов *B. sachalinense* с Сахалина и Хоккайдо. В то же время большая часть сборов *B. sachalinense* с Сахалина, Хоккайдо и Курильских островов находится вблизи центральной области изменчивости *B. longiradiatum*. Распределение образцов *B. longiradiatum* по I и III компонентам практически не связано с происхождением материала, хотя сборы из Забайкалья несколько тяготеют к типовому материалу. При распределении образцов по I и II компонентам зона интерградации видов еще шире, в частности в нее попадает часть типового материала *B. sachalinense*, сборы с Сахалина и Курильских островов соседствуют со сборами из Забайкалья (рис. 1). На проекции объектов на плоскость II и III компонент (рис. 3) наблюдается полная интерградация *B. longiradiatum* и *B. sachalinense*, что можно объяснить малой долей изменчивости, падающей на эти компоненты (табл. 2). Таким образом, в пределах *B. longiradiatum* существует непрерывная изменчивость признаков соцветия и листа, крайние формы с короткими, не удлиняющимися при плодах цветоножками и более крупными и округлыми листочками обертки и оберточки, описанные как *B. sachalinense*, укладываются в рамки этой изменчивости.

Морфологические отличия *B. sachalinense*, растения более открытых и сухих местообитаний, от преимущественно лесной *B. longiradiatum* можно интерпретировать как экологически обусловленные. В частности, *B. longiradiatum* var. *breviradiatum* из Приморья (Тетюхе, Верхний рудник), культивируемая в Ботаническом саду МГУ на открытом участке, очень сходна с *B. sachalinense*, имеет плотные, кожистые листья, короткие цветоножки при плодах, более крупные и округлые листочки обертки и оберточки. В то же время можно предположить существование в пределах *B. longiradiatum* клинальной (запад—юго-восток) изменчивости по отдельным признакам, в первую очередь по длине цветоножек при плодах и листочков обертки и оберточки. Несмотря на недостаточность нашего материала для исследования этого типа внутривидовой изменчивости, на рис. 4 явно прослеживается зависимость значений двух признаков от района сбора образцов.

Предпринятое нами исследование подтверждает ранее высказанную точку зрения (Пименов, 1987а), что полиморфный цикл *B. longiradiatum* на Дальнем Востоке СССР и в Восточной Сибири представлен единственным видом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ворошилов В. А. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Горовой П. Г.* Зонтичные Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 295 с. — *Козо-Полянский Б. М.* Исчисление русских видов рода *Bupleurum* // Acta Horti Petropol. 1914. Т. 30. С. 135—333. — *Линчевский И. А.* Род *Bupleurum* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 16. С. 275—349. — *Пименов М. Г.* Род *Bupleurum* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987а. Т. 2. С. 216—223. — *Пименов М. Г.* Математические методы и вычислительная техника в систематике высших растений // Итоги науки и техники. Сер. ботаника. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1987б. Т. 8, вып. 2. С. 4—96. — *Blackith R. E., Reyment R. A.* Multivariate morphometrics. London; New York, 1971. 412 p. — *Boissieu H.* Nouvelle note sur quelques Ombellifères d'Extreme-Orient // Bull. Soc. Bot. France. 1910. T. 58. P. 412—414. — *Gorovoy P. G., Volkova S. A.* A morphological, geographical and karyological study of East Asian *Bupleurum longiradiatum* Turcz. and *Bupleurum sachalinense* Fr. Schmidt // Feddes Repert. 1987. Bd 98, N 7—8. S. 383—389. — *Hiroe M. Bupleurum* of Japan // Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto). 1952. Vol. 14. P. 142—145. — *Hiroe M., Constance L. Umbelliferae* of Japan // Univ. Calif. Publ. Bot. 1958. Vol. 30, N 9. 144 p. — *Kitagawa M.* Synoptical review of *Umbelliferae* from Japan, Korea and Manchuria // Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo). 1960. Vol. 5, N 1 (6). P. 1—35. — *Kitagawa M.* Notulae fractae ob floram Asiae Orientalis. 14 // J. Japan. Bot. 1961. Vol. 36, N 8. P. 240—246. — *Li Y., Sheh M. Bupleurum* L. // Flora Reipublicae popularis Sinicae. 1979. Vol. 55 (1). P. 215—295. — *Maximovicz C. J.* Primitiae florae amurensis // Mem. Acad. Sci. St.-Petersb. 1859. Vol. 9. P. 1—504. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington, 1965. 1065 p. — *Schmidt F.* Reisen in Amur-Lande und auf der Insel Sachalin // Mem. Acad. Sci. St.-Petersb. Ser. 7. 1868. Vol. 12, N 2. S. 73—130. — *Shan R., Li J.* On the Chinense species of *Bupleurum* // Acta phytotax. Sinica. 1974. Vol. 12, N 7. P. 261—294. — *Sneath P. H. A., Sokal R. R.* Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco, 1973. 573 p. — *Turczaninow N.* Flora baicalensis-dahurica seu descriptio plantarum in regionibus cis- et transbaicalensicus atque in Dahuria sponte nascentium. 1 // Bull. Soc. Natur. Moscou. 1844. Vol. 17, N 4. P. 707—754. — *Wanslfeldt W. J., Davis J. C.* Fortran IV program for computation and display of principal components // Computer Contribution. Lawrence, 1968. 32 p.

Московский государственный университет.

Получено 23 I 1989.

УДК 581.524 : 005

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

В. Д. Лопатин

О ГЕНЕТИЧЕСКОМ ПРИНЦИПЕ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

V. D. LOPATIN. ON GENETIC PRINCIPLE IN VEGETATION CLASSIFICATION

Генетический принцип классификации растительности надо искать не во флорогенезе и систематике растений, а в закономерностях смен жизненных форм растений-эдификаторов, определяющих строение и функциональные особенности растительных сообществ. Выделены 4 основные группы: микрофиты, лишайники и мхи, травы, кустарники и деревья. Именно в такой последовательности возникали растительные сообщества с эдификаторами указанных жизненных форм на поверхности земли. Соответственно этому выделяются высшие синтаксоны (классы типов или отделы): 1) микрофитный, 2) лишайниково-моховой, 3) травяной, 4) кустарниково-лесной.

Несомненно, прав В. Н. Сукачев, который еще в 1915 г. писал: «Если оставить в стороне чисто прикладные классификации, преследующие специальные практические цели, и стараться найти основы такой классификации, которые отвечали бы указанной чисто научной цели, то такой классификацией может быть только генетическая, т. е. основанная на происхождении и истории развития ассоциаций» (с. 115) (выделено мною. — *В. Л.*). Критический обзор классификаций, претендующих на генетические, В. Н. Сукачев сделал в 1944 г. (Сукачев, 1972). Почти все сказанное в этом обзоре остается в принципе верным до сих пор. Не останавливаясь

на его пересказе, обращу внимание на то, что генетический принцип классификации растительности не может базироваться на монофилетическом происхождении видов, как это имеет место в построении классификации животных и растений и как строится классификация Б. А. Быковым (1970), на что указывали Сукачев (1972) и В. И. Василевич (1983). Филогенетическая классификация на основе флорогенеза была предложена В. Б. Сочавой (1944). До известной степени признавал этот принцип А. И. Лесков (1943). Однако флорогенез тоже неприемлем для целей генетической классификации растительных ассоциаций (Лопатин, 1954; Мазинг, 1970). «Перенесение идей из области идиобиологии в область ценобиологии может привести к совершенно неверным заключениям» (Сукачев, 1972 : 224). Таким образом, необходимо искать генетический принцип не во флоре и систематике растений или экологии. Он должен быть присущ самой растительности, фитоценозам, их сложению и функциональным особенностям как неотъемлемой части тех экосистем, в состав которых они входят.

Из всех качественных признаков, которые должны быть положены в основу выделения высших синтаксонов растительности, основными несомненно являются жизненные формы растений эдификаторов, определяющих строение и функциональные особенности фитоценозов, или, как пишет Лесков (1943), фитоценологический эффект. Генезис растительности или растительных сообществ, очевидно, состоит в закономерностях смены их строения и состава жизненных форм эдификаторов в процессе развития поверхности Земли с того момента, когда на ней появилась жизнь. Это те жизненные формы, которые в наибольшей мере определяют специфику строения и функционирования фитоценозов. Среди них выделяются следующие основные группы: микрофиты (сюда относятся бактерии, одноклеточные и малоклеточные водоросли и другие виды микроскопических размеров); лишайники и мхи; травы; кустарники и деревья. Разделение растений эдификаторов на эти группы определяется их резко различными эдификаторными свойствами. К тому же именно в такой последовательности — микрофиты—лишайники—мхи—травы [1]—кустарники—деревья — они появлялись на поверхности земли и притом в соответствии с появлением необходимых для их жизни экологических условий. Исходя из этого и должна строиться генетическая классификация растительности, по крайней мере при выделении высших синтаксонов. На этом основании выделяются следующие классы типов (или отделы) растительности: микрофитный, лишайниково-моховой, травяной, кустарниково-лесной.

Естественность этих синтаксонов подтверждается прежде всего усложнением от класса к классу строения растительного покрова. Микрофитный — один ярус, лишайниково-моховой — один-два яруса, травяной — два-три яруса, кустарниково-лесной — три-четыре и более ярусов. Уже в лишайниково-моховом классе микрофитный ярус «уходит» в почву. Этот микрофитный ярус особенный. Как пишет Т. В. Аристовская (1967: 53): «Место микрофлоры в биогеоценозе определяется способностью производить реакции, совершенно недоступные ни высшим растениям, ни животным, но абсолютно необходимые для завершения (биологического. — *В. Л.*) круговорота. Биогеоценозы, состоящие только из одних микроорганизмов, в противоположность сообществам растений и животных могут существовать вполне автономно». От класса к классу увеличивается мощность и степень воздействия эдификаторного яруса на составляющие местообитаний и биоту фитоценозов. Возрастает значение продуцентов в биологическом круговороте веществ и энергии. Резко меняются функ-

---

[1] Согласно Н. С. Снигиревской: «Первичность травянистых форм наземных высших растений и вторичность древесных уже никем не оспаривается. В силуре найдены только травы, в среднем девоне — кустарники и лишь в конце девона — деревья» (1987 : 695).

циональные особенности и экологические условия жизнедеятельности растительности.

В процессе развития земной поверхности микрофитный класс «подготавливает» экологические условия для формирования последующих классов, поскольку изначально они не пригодны для более высокоорганизованных растений. По-видимому, петрофильные лишайники и мхи, поселяясь непосредственно на обнаженной поверхности выходов кристаллических пород, тоже обладают способностью «подготавливать» почву для поселения более сложно устроенных растительных сообществ. Хотя они крайне нетребовательные к среде обитания, тем не менее появились позже микрофитов. Лишайники и мхи, где бы они ни поселились, способны со временем образовывать сплошной наземный покров. В результате процессов выветривания и их жизнедеятельности (в том числе и микрофитов) образуется мелкозем, способный удерживать влагу и необходимые для жизни более высокоорганизованных видов растений питательные вещества. Сплошной моховой покров защищает образовавшийся мелкозем от эрозии дождевыми водами и позволяет ему накапливаться под покровом мхов и лишайников. При отсутствии хотя бы незначительного слоя почвы, т. е. при абсолютно переменном режиме увлажнения (Лопатин, 1971), растения могут вегетировать лишь пока идет дождь и незначительное время после этого. Общеизвестно, как велико значение травяной растительности на почвообразовательные процессы. Несомненно, травы способствуют появлению экологических условий, необходимых для возникновения древовидных форм растений. Конечно, для деревьев нужны и соответствующие климатические условия, в частности какое-то минимальное количество тепла, притом гораздо большее, чем для психрофильных и даже некоторых мезофильных видов трав. Но этого мало. Леса могут существовать лишь на сравнительно мощной почве с более или менее значительным запасом доступной растениям влаги в корнеобитаемом слое. Известно, что даже во влажном климате Англии (Shaw, 1952) и Карелии (Нестеренко, 1979) часто наблюдается дефицит увлажнения летом, для преодоления которого и необходим запас доступной влаги в почве.

Таким образом, не вызывает сомнения последовательность усложнения растительности от микрофитов к лесам, соответственно возникновению более мощных жизненных форм эдификаторов и подходящих для их жизни экологических условий. Экологические ареалы наиболее широки у последних синтаксонов травяного и кустарниково-лесного классов и самые узкие — у первых. В благоприятных для жизнедеятельности высших растений условиях среды первые самостоятельных фитоценозов не образуют, а существуют в виде ярусов или синузий в сложных и более поздних по возникновению растительных сообществах. Следовательно, увеличение сложности строения растительности идет за счет включения предыдущих классов в виде структурных частей растительного покрова последующих классов. Происходит подмеченная еще В. Б. Сочавой (1930) как бы инкумбация ярусов. Поскольку эволюция биогеоценозов тесно связана с генезисом растительности и протекает сопряженно, предложенный в настоящей статье принцип классификации вполне правомерен и в систематике биогеоценозов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аристовская Т. В. Микрофлора как важнейший компонент биогеоценоза // Лесоведение. 1967. № 4. С. 47—54. — *Быков Б. А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 226 с. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Лесков А. И.* Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Бот. журн. 1943. Т. 28, № 2. С. 37—51. — *Лопатин В. Д.* Гладкое болото. (Торфяная залежь и болотные фации) // Учен. зап. ЛГУ. № 166. Сер. геогр. наук. 1954. Вып. 9. С. 95—181. — *Лопатин В. Д.* Типы режимов влажности почвы в оценке их растительностью // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1971. С. 80—92. — *Ма-*

зинг В. В. К вопросу эволюции биогеоценотических систем // Тр. МОИП. 1970. Т. 38. С. 95—107. — *Нестеренко И. М.* Мелиорация земель европейского Севера СССР. Л.: Наука, 1979. 360 с. — *Снигиревская Н. С.* К вопросу об охране местонахождений ископаемых растений // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 694—705. — *Сочава В. Б.* Пределы лесов в горах Ляпинского Урала // Тр. Ботан. музея АН СССР. 1930. Т. 22. С. 1—47. — *Сочава В. Б.* Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника. 1944. № 1. С. 3—18. — *Сукачев В. Н.* Введение в учение о растительных сообществах. Пг.: Изд-во Панафидиной, 1915. 127 с. — *Сукачев В. Н.* О принципах генетической классификации в биогеоценологии // Избранные труды: Л.: Наука, 1972. Т. 1. С. 213—227. — *Shaw B. T.* Soil physical conditions and plant growth. New York: Acad. press, 1952. 491 p.

Карельское отделение
Всесоюзного ботанического общества,
Петрозаводск.

Получено 20 X 1988.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.26

Г. К. Хурсевич, В. В. Мухина, Л. П. Логинова, Е. Г. Лупикина, И. А. Купцова

ДЕЙСТВИТЕЛЬНОЕ ОБНАРОДОВАНИЕ НАЗВАНИЙ ВИДОВ И КОМБИНАЦИЙ В РОДЕ *CYCLOSTEPHANOS* (*BACILLARIOPHYTA*)

G. K. KHURSEVICH, V. V. MUKHINA, L. P. LOGINOVA, E. G. LUPIKINA, I. A. KUPZOVA. THE NAME VALIDATION OF SOME SPECIES AND COMBINATIONS WITHIN THE GENUS *CYCLOSTEPHANOS* (*BACILLARIOPHYTA*)

В статье приведены валидные названия некоторых ранее описанных видов рода *Cyclostephanos*.

Род *Cyclostephanos* был выделен F. E. Round (1982). Однако при его описании не был указан тип рода. Поэтому ранее опубликованное описание рода *Cyclostephanos* является недействительным. Валидность этого рода восстановлена Round (Theriot et al., 1987), избравшим в качестве лектотипа *Stephanodiscus novaezeelandiae* Cleve (Cleve, 1881 : 21, tab. V, fig. 62). Кроме того, в упомянутой выше работе восстановлен действительный статус следующих 5 видов и комбинаций рода *Cyclostephanos*: *C. novaezeelandiae* (Cleve) Round, *C. dubius* (Fricke) Round, *C. damasii* (Hustedt) Stoermer et Hakansson, *C. undatus* Theriot et Kociolek, *C. fenestratus* Theriot et Kociolek. В настоящей статье проведено действительное обнародование еще 8 таксонов рода *Cyclostephanos*.

1. *Cyclostephanos costatus* Log., Lupik. et Churs. — *Cyclostephanos* gen. invalid. costatus Log., Lupik. et Churs. 1984. Докл. АН БССР, 28, 2 : 170—173, рис. 1, фиг. 1—8; рис. 2, фиг. 1—5.

2. **Cyclostephanos costatus var. sibiricus (Skabitsch.) Lupik. comb. et stat. nov.** — *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibiricus* Skabitsch. 1953, Тр. Иркут. гос. ун-та, сер. биол. 7, 1—2: 149, 1. — *Stephanodiscus dubius* var. *arcticus* Seczkina, 1956, Бот. Мат. Отд. Спор. Раст. (Ленинград), 11 : 43—44, 1а—1в. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *sibiricus* (Skabitsch.) Genkal et Popovsk. 1987, Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 64 : 7—10. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *costatus* var. *sibiricus* (Skabitsch.) Lupik. 1986, b: Логинова, Лупикина, Хурсевич. Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии: 138, табл. VI, фиг. 1—6; табл. VII, фиг. 1—9.

3. **Cyclostephanos marginatus (Mukhina) Churs., comb. nov.** — *Stephanodiscus marginatus* Mukhina, 1978, in: Jousé, Mukhina, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2 : 914, tab. 6, fig. 9; tab. 9, fig. 3. — *Stephanodiscus speciosus* Mukhina, 1978, in: Jousé, Mukhina, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2 : tab. 12, fig. 1. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *marginatus* (Mukhina) Churs. 1987 : Докл. АН БССР, 31, 9, рис. 2, фиг. 3, 4.

4. **Cyclostephanos omarensis (Kuptz.) Churs. et Log., comb. nov.** — *Stephanodiscus omarensis* Kuptz. 1962: Бот. Мат. Отд. Спор. Раст. (Ленинград), 15 : 37—38, табл. I, 1, 2. — *Cyclotella omarensis* (Kuptz.) Loss. et Makar. 1977,

Нов. сист. низш. раст. 14 : 29—31, табл. I, II. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *omarensis* (Kuptz.) Churs. et Log. var. *omarensis*: Хурсевич, Логинова, 1985, Докл. АН БССР, 29, 5 : 446.

5. **Cyclostephanos pantocsekii (Fricke) Kuptz. et Churs., comb. nov.** — *Stephanodiscus pantocsekii* Fricke, 1902, in: Schmidt et al., Atlas der Diatomaceen—Kunde, tab. 229, 12—14. — *Stephanodiscus dubius* auct. non (Fricke) Hust.: Schrader, 1978: Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2, tab. 4, fig. 11. — *S. omarensis* auct. non Kuptz. : Schrader, 1978, l. c. tab. 12, fig. 12. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *pantocsekii* (Fricke) Kuptz. et Churs. 1987, Докл. АН БССР, 31, 9, рис. 2, фиг. 5, 6.

6. *Cyclostephanos pliocenicus* Churs. et Mukhina. — *Coscinodiscus* aff. *gorbunovii* auct. non Sheshuk.: Jousé, Mukhina, 1978, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2, tab. 1, fig. 1; tab. 9, fig. 1; tab. 16, fig. 2, 3. — *Cyclostephanos* gen. invalid *pliocenicus* Churs. et Mukhina, 1986, Докл. АН БССР, 30, 5 : 457, рис. 2, фиг. 4, 5, 8.

7. **Cyclostephanos ponticus (Jousé) Churs., comb. nov.** — *Stephanodicsus* pontica Jousé, 1978 in: Jousé, Mukhina, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2 : 914, tab. 6, fig. 11—13; tab. 7, fig. 1—10; tab. 8, fig. 4—9, 11, 12. — *Stephanodiscus pontica-triangula* Jousé 1980b: Жузе, Мухина, Геологическая история Черного моря по результатам глубоководного бурения: табл. 2, фиг. 9. — *S. carconensis* auct. non, Grun.: Schrader, 1978, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2, tab. 9, fig. 8, 14, 15, 19—21; tab. 10, fig. 5—8, 10. — *Stephanodiscus* — *Cyclotella* sp. indet.: Schrader, 1978, l. c. tab. 9, fig. 33.— *Cyclostephanos* gen. invalid. *ponticus* (Jousé) Churs. 1986, b: Хурсевич, Мухина, Докл. АН БССР, 30, 5 : 456, рис. 1, фиг. 1—5; рис. 2, фиг. 6.

8. *Cyclostephanos stelliformis* Churs. et Mukhina. — *Stephanodiscus* dubius auct. non (Fricke) Hust.: Jousé, Mukhina, 1978, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2, tab. 8, fig. 3; tab. 9, fig. 1, 2; tab. 13, fig. 1—4, 7—9; Schrader, 1978, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 42, 2, tab. 1, fig. 8, 9; tab. 2, fig. 18; tab. 3, fig. 2, 4; tab. 9, fig. 6; tab. 12, fig. 16, 23; tab. 14, fig. 4. — *Cyclostephanos* gen. invalid. *stelliformis* Churs. et Mukhina, 1986, Докл. АН БССР, 30, 5: 457—458, рис. 1, фиг. 6; рис. 2, фиг. 1—3, 7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Генкал С. И., Поповская Г. И. О систематическом положении *Stephanodiscus dubius* subsp. *sibiricus* Skabitsch. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1984. № 64. С. 7—10. — *Жузе А. П., Мухина В. В.* Стратиграфия верхнекайнозойских отложений по диатомеям // Геологическая история Черного моря по результатам глубоководного бурения. М.: Наука, 1980. С. 52—65. — *Купцова И. А.* Новый вид рода *Stephanodiscus* Ehr. из плиоценовых отложений Камы // Ботан. материалы Отдела спор. раст. 1962. Т. 15. С. 37—39. — *Логинова Л. П., Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К.* О новом представителе рода *Cyclostephanos* Round и его стратиграфическом значении // Докл. АН БССР. 1984. Т. 28, № 2. С. 170—173. — *Логинова Л. П., Лупикина Е. Г., Хурсевич Г. К.* Эволюционное изменение некоторых видов рода *Cyclostephanos* Round в течение плиоцена—голоцена // Новые и малоизвестные виды ископаемых животных и растений Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1986. С. 135—142. — *Лосева Э. И., Макарова И. В.* О новом представителе рода *Cyclotella* Kütz. // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 14. С. 29—31. — *Сечкина Т. В.* Новые диатомеи из грунтов озера Эльгыгытхын Анадырского района // Ботан. материалы Отдела спор. раст. 1956. Т. 11. С. 42—44. — *Скабичевский А. П.* О фитопланктоне и кремнеземках озера Фролиха (Забайкалье) // Тр. Иркут. гос. ун-та. Сер. биол. 1953. Т. 7, вып. 1—2. С. 145—152. — *Хурсевич Г. К.* Эволюция и филогения некоторых представителей рода *Cyclostephanos* (*Bacillariophyta*) // Докл. АН БССР. 1987. Т. 31. № 9. С. 841—844. — *Хурсевич Г. К., Логинова Л. П.* Дополненный диагноз рода *Cyclostephanos* (*Bacillariophyta*) // Докл. АН БССР. 1985. Т. 29, № 5. С. 446—449. — *Хурсевич Г. К., Мухина В. В.* Новые виды *Cyclostephanos* (*Bacillariophyta*) из плиоценовых отложений Черного моря // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30, № 5. С. 456—459. — *Cleve P. T.* On some new and little known diatoms // Kongl. Svenska Vetenskaps — Akademiens Handl. 1881. Vol. 18. P. 3—28. — *Jousé A. P., Mukhina V. V.* Diatom units and the paleogeography of the Black Sea in the Late Cenozoic (DSDP, Leg 42B) // Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. 1978. Vol. 42, pt 2. P. 903—950. — *Round F. E., Cyclostephanos* — a new genus within the *Scele-*

tonemaceae // Arch. Protistenk. 1982. Vol. 125. P. 323—329. — *Schmidt A.*, *Schmidt M.*, *Fricke F.* et al. Atlas der Diatomacean — Kunde. Leipzig, 1874—1959. — *Schrader H.-J.* Quaternary through Neogene history of the Black Sea, deduced from the paleoecology of Diatoms, Silicoflagellates, Ebridians and Chrysomonads // Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project. 1978. Vol. 42, pt 2. P. 789—901. — *Theriot E.*, *Hakansson H.*, *Kociolek J. P.* et al. Validation of the Centric Diatoms genus name *Cyclostephanos* // Br. phycol. J. 1987. Vol. 22. P. 345—347.

Институт геохимии и геофизики АН БССР,
Минск,
Институт океанологии АН СССР,
Москва,
Институт вулканологии ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский,
Гидропроект,
Ленинград.

Получено 15 VI 1988.

УДК 005 : 576.16 : 582.657.2 (571.6—13) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ACONOGONON* (*POLYGONACEAE*) С ЮГА СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

V. YU. BARKALOV, I. B. VYSCHIN. THE NEW SPECIES OF THE GENUS *ACONOGONON* (*POLYGONACEAE*) FROM THE SOUTH OF THE SOVIET FAR EAST

Даны описания двух новых для науки видов рода *Aconogonon*: *A. tzvelevii* (из Хабаровского края) и *A. pseudoajanense* (с Курильских островов).

В результате обработки гербарного материала, собранного во время полевых работ, проводившихся ботаническим отрядом Биолого-почвенного института ДВО АН СССР в 1987 г. на юге Хабаровского края и в 1988 г. на о-ве Итуруп (Курильские острова), было выявлено 2 новых вида из рода *Aconogonon* (Meissn.) Reichb., описания которых приводятся ниже. Типовой материал хранится в Биолого-почвенном институте ДВО АН СССР (VLA), изотипы переданы в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (LE).

Aconogonon tzvelevii Barkalov et Vyschin sp. nov. — Caulis ad 40 cm alt., ramosus in foliorum axillis ramulis abbreviatis. Folia caulina ovate-lanceolata vel lanceolata, ad 7 cm lg. et 2.5 cm lt., sensim acutata, basi cuneata, ab utroque latere sparse pilosa, petiolis ad 1 cm lg. Inflorescentia-panicula sat laxa. Perigonium virescenti-album, ad 3 mm lg. (fructificatione). Pedicelli ad 2.5 mm lg., articulatione infra medium. Fructus nutantes, ad 3.5 mm lg., dilute fusci, nitentes, pro tertia vel dimidio e perigonio exserti.

Typus: Prov. Chabarovsk, distr. Lazo, in curso medio fl. Czuken (affluxio sinistra fl. Chor), in sinu terrarum glareoso, sparse, 5 IX 1987, I. B. Vyschin, V. Ju. Barkalov (VLA, isotypus LE).

Affinitas. A specie simili — *A. limosum* (Kom.) Hara positione pedicelli articulationis infra medium (non prope floris basin), foliis angustioribus et petiolis brevioribus differt. A speciebus sectionis *Pleuropteropyrum* (H. Gross) Tzvel. fructibus minoribus apteris differt.

Стебель до 40 см выс., ветвистый, с укороченными веточками в пазухах листьев. Стеблевые листья яйцевидно-ланцетные или ланцетные, до 7 см дл. и 2.5 см шир., постепенно заостренные, при основании клиновидные, с обеих

сторон опушенные рассеянными волосками, с черешками до 1 см дл. Соцветие — довольно рыхлая метелка. Околоцветник зеленовато-белый, до 3 мм дл. (при плодах). Цветоножки до 2.5 мм дл., с сочленением ниже их середины. Плоды поникающие, до 3.5 мм дл., светло-бурые, блестящие, на 1/3—1/2 выступающие из околоцветника.

Тип: Хабаровский край, р-н им. Лазо, среднее течение р. Чукен (левого притока р. Хор), на галечниковой косе, изредка, 5 IX 1987, И. Б. Вышин, В. Ю. Баркалов (VLA, изотип — LE).

Паратип: Приморский край, Красноармейский р-н, верховье р. Валенку (бас. р. Большая Уссурка), по берегу реки, изредка, 25 VI 1988, И. Б. Вышин (VLA, LE).

Родство. От внешне сходного вида *A. limosum* (Kom.) Hara отличается расположением сочленения цветоножки ниже ее середины, а не близ основания цветка, более узкими листьями и более короткими черешками. От видов секции *Pleuropteropyrum* (H. Gross) Tzvel. отличается более мелкими бескрылыми плодами.

Aconogonon pseudoajanense Barkalov et Vyschin sp. nov. — Caulis ad 60 cm alt., glaber; ramulis axillaribus bene evolutis. Folia ovata vel ovate-lanceolata, ad 12 cm lg. et 5 cm lt., secus nervos et in nervorum axillis sparse pilosa. Inflorescentia — panicula sat laxa. Perigonium ad 3 mm lg. Pedicelli articulatione supra medium. Fructus maturi ignoti.

Typus: Insulae Kurilenses, insula Iturup, vulcanus Atsonupuri (1205.3 m), regio subalpina, pratulae cum fruticibus sparsis, 12 VIII 1988, V. Ju. Barkalov, I. B. Vyschin, V. V. Jacubov (VLA, isotypus — LE).

Affinitas. Haec species a specie *A. savatieri* (Nakai) Tzvel. e sectione *Pleuropteropyrum* (H. Gross) Tzvel. forma et dimensionibus foliorum, etiam habito differt. A. specie alia — *A. ajanense* (Regel et Tiling) Hara (sect. *Aconogonon*) caule altiore et minus ramoso, etiam positione pedicelli articulatione infra basin floris.

Стебель до 60 см выс., голый, с хорошо развитыми пазушными веточками. Листья яйцевидные или яйцевидно-ланцетные, до 12 см дл. и 5 см шир., с редкими волосками по жилкам. Соцветие — довольно рыхлая метелка. Околоцветник до 3 мм дл. Цветоножки с сочленением выше их середины. Зрелые плоды неизвестны.

Тип: Курильские острова, о-в Итуруп, вулкан Атсонупури (1205.3 м), подгольцовый пояс, луговины с редким кустарником, 12 VIII 1988, В. Ю. Баркалов, И. Б. Вышин, В. В. Якубов (VLA, изотип — LE).

Родство. Этот вид отличается от *A. savatieri* (Nakai) Tzvel. из секции *Pleuropteropyrum* (H. Gross) Tzvel. формой и размерами листьев, а также общим габитусом растения. От другого вида — *A. ajanense* (Regel et Tiling) Hara (секция *Aconogonon*) — он отличается более высоким и менее разветвленным стеблем, а также положением сочленения на цветоножках ниже основания цветка.

По-видимому, этот вид происходит от гибридизации произрастающих в том же месте видов *A. savatieri* и *A. ajanense*, имеющих различную экологию. Первый из них встречается как на вулканических шлаковых полях, так и на закустаренных луговинах (эти луговины по набору видов сходны с растительностью приморских террас), второй вид приурочен только к вулканическим шлаковым полям.

По совокупности признаков оба описанных вида могут быть отнесены в секцию *Hultenia* Tzvel. с типом *A. alascanum* (Small) Soják, которая, как и близкая к ней секция *Fagopyroides* Tzvel., занимает промежуточное положение между секциями рода — *Aconogonon* и *Pleuropteropyrum*.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Поступило 15 XII 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.26 (265.54)

Н. Г. Клочкова, Л. Г. Паймеева

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ВОДОРОСЛЕЙ-МАКРОФИТОВ У МАТЕРИКОВОГО БЕРЕГА ЯПОНСКОГО МОРЯ

N. G. KLOCZCOVA, L. G. PAIMEYEVA. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF MACROPHYTIC ALGAE NEAR THE CONTINENTAL COAST OF THE SEA OF JAPAN

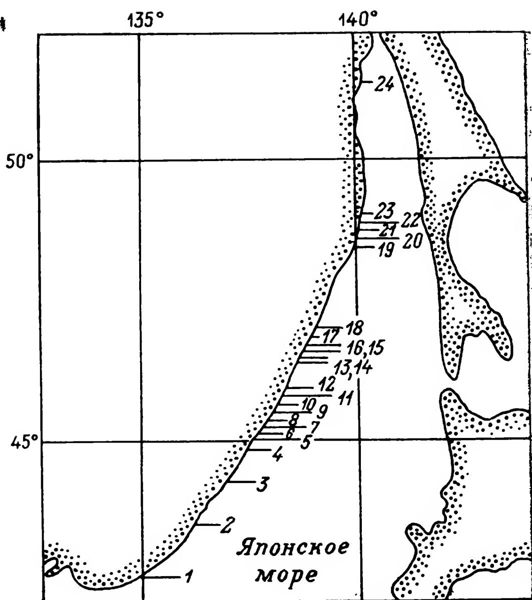
Приводятся данные о новых для материкового побережья Японского моря местонахождениях 25 видов водорослей-макрофитов. Из них 1 вид указывается впервые для всего моря, 3 — для его западного побережья. Выявление новых точек ареалов у остальных видов существенно изменяет представление о характере их распространения. Отмечено, что некоторые из них к берегам Приморья проникают из других районов и не образуют здесь устойчивых поселений. Дана карта-схема района исследования, таблица со сведениями о распространении обсуждаемых видов у отечественного побережья Японского моря, составленная по литературным и собственным данным.

Материал, положенный в основу статьи, собран авторами в летние месяцы 1974—1975 гг. во время гидробиологической экспедиции Института биологии моря ДВО АН СССР (ИБМ), изучавшей флору и фауну литорали материкового побережья Японского моря, а также в весенне-летние сезоны 1985—1986 гг. во время экспедиции Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), исследовавшей запасы промысловых водорослей в сублиторали того же района. Исследованиями был охвачен участок шельфа, простирающийся от верхней границы литорали до глубин 20—35 м, расположенный в районе материкового побережья мыс Зеленый (42° 40′ с. ш.) — залив Чихачева (51° 25′ с. ш.) (см. рисунок).

Литература, касающаяся флоры водорослей-макрофитов обсуждаемого района, достаточно обширна (Гайл, 1930; Зинова Е., 1940, 1954; Суховеева, 1969; Паймеева, 1972; Макиенко, Клочкова, 1978; Клочкова, Бывалина, 1979; Гусарова, 1982, и др.). В этих и других публикациях для северо-западного побережья Японского моря указывается около 180 видов, тем не менее обработка данного материала дала интересные флористические находки и показала, что отдельные виды, ранее известные только для Южного Приморья, западного Сахалина и о-ва Монерон или же только для одного из этих районов (см. таблицу), у материкового побережья Японского моря распространены гораздо шире.

Имеющиеся данные в одних случаях позволяют говорить о том, что обсуждаемые в статье виды в районах новых местонахождений образуют устойчивые поселения, в других — предполагать, что участки побережья, у которых они были нами зарегистрированы, не являются местом их постоянного произрастания, а представляют собой зону выноса, в которую они проникают из других, более южных или северных районов материкового побережья.

Интересны находки видов, отмечавшихся в Японском море до сих пор только у восточного побережья. Большинство из них в наших сборах представлены единичными, стерильными и более мелкими, чем у Курил, Сахалина



Карта-схема района исследования.

Пункты побережья: *1* — мыс Зеленый, *2* — бухта Лангоу, *3* — бухта Рудная Пристань, *4* — залив Рында, *5* — бухта Терней, *6* — мыс Первенец, *7* — мыс Мосолова, *8* — мыс Надежды, *9* — мыс Маячный, *10* — мыс Плоский, *11* — мыс Александры, *12* — мыс Речной, *13* — мыс Сосунова, *14* — бухта Светлая, *15* — район оз. Бурного, *16* — мыс Гладкий, *17* — район р. Самарги, *18* — мыс Золотой, *19* — мыс Травяной, *20* — бухта Иннокентия, *21* — бухта Обманная, *22* — бухта Ванина, *23* — бухта Датта, *24* — залив Чихачева.

и Хоккайдо, образцами. Это дает основание думать, что вышеназванные районы — основная часть их ареала, а побережье Приморья — его краевая зона. Нахождение этих видов у западного берега моря в большей степени интересно как свидетельство способности водорослей к расселению и освоению новых акваторий, а также влияния японо-сахалинской флоры на флору материкового побережья.

В предлагаемый ниже аннотированный список включено 7 видов *Chlorophyta*, 5 *Phaeophyta* и 13 *Rhodophyta*. Нумерация местонахождений соответствует таковой на рисунке.

CHLOROPHYTA

1. *Entocladia pterosiphoniae* Nagai, 1940: 22, pl. 1, fig. 16—17.

Нити до 16 мкм толщ. Эндофит *Polysiphonia japonica* и *P. morrowii*. Встречается часто, в бухтах Светлой (*14*), Обманной (*21*), в заливе Чихачева (*24*). Май—август.

Вид описан M. Nagai (1940) для флоры Курильских островов, отмечен для флоры Берингова моря (Виноградова и др., 1978).

2. *Endophyton ramosum* Gardn. — Виноградова, 1979 : 64, рис. 36.

Нити образованы неравномерно толстыми (3—8 мкм шир.), длинными извилистыми клетками. Эндофит *Rhodoglossum japonicum*; глубоко проникает в ткань хозяина. Встречен однажды у устья р. Самарги (*17*) у открытого побережья на галечном грунте на глубине 16 м. Начало июня.

Для Японского моря указывается впервые.

3. *Bolbocoleon piliferum* Pringsh. — Виноградова, 1979 : 61, рис. 32.

Нити до 10 мкм толщ., с многочисленными луковицеобразными клетками, несущими волоски. Эндофит *Punctaria plantaginea*, *Scytosiphon lomentaria*, *Sphaerotrichia divaricata*. Обнаружен в бухте Ванина (*22*) на защищенном участке каменистой литорали в условиях антропогенного загрязнения и у мыса Гладкого (*16*) у открытого побережья на глубине 2 м. Май, август.

Новые находки дают основание считать япономорскую часть ареала вида непрерывной.

4. *Pringsheimiella scutata* (Reinke) Marschew. — Виноградова, 1979 : 70, рис. 43.

Слоевище до 0.6 мм в поперечнике. Эпифит *Bossiella* и других корковых кораллиновых водорослей. Изредка встречается в бухтах Рудная Пристань (*3*), Ванина (*22*) в прибойных местообитаниях на глубинах 0—2 м. Июнь—август.

5. *Capsosiphon groenlandicus* (J. Ag.) Vinogr. — Виноградова, 1974 : 71, табл. 15.

Распределение обсуждаемых видов у советского побережья Японского моря (по собственным (А) и литературным * данным)

№ п/п	Вид	Районы распространения: Западный Сахалин, о-в Монерон	залив Чихачева—бухта Датта	залив Советская Гавань—бухта Инокентия	мыс Травяной—мыс Речной	мыс Александры—бухта Терней	бухта Рында—мыс Зеленый	залив Петра Великого, о-в Петрова
1	*Endocladia pterosiphoniae*	14	A	A	A			10
2	*Endophyton ramosum*				A			
3	*Bolbocoleon piliferum*	6		A	A		15	10
4	*Pringsheimiella scutata*	13		A			A	10
5	*Capsosiphon groenlandicus*	14	A	A	A	A	15, A	10
6	*Protomonostroma undulatum*	2			A			10
7	*Rhizoclonium implexum*	14			A		A	
8	*Tinocladia crassa*		1	A			15	10
9	*Haplogloia kurilensis*				A	8		
10	*Desmarestia kurilensis*	12	A					10
11	*Stictyosiphon tortilis*		1		A			
12	*Pseudochorda nagaii*	2			A			10
13	*Porphyra seriata*					A		10
14	*P. purpurea*					A		10
15	*Callophyllis papulosa*	12			A		A	
16	*Cirrulicarpus gmelini*	12		13			A	
17	*Alatocladia modesta*		11		A			
18	*Devaleraea yendoi*			A		A		
19	*Antithamnionella micharae*			A	A		7	10
20	*Hollenbergia asiatica*				A		15, A	10
21	*Antithamnion defectum*	9					A	10
22	*Ptilota phacelocarpoides*	3		A	A	A		10
23	*Kurogia pulchra*			A	A			10
24	*Heteroglossum ochotense*	4		A, 4	A		A	
25	*Neoholmesia japonica*	5			A			

* В таблице приводятся ссылки не на все работы, содержащие сведения о распространении обсуждаемых видов у отечественного побережья Японского моря. Для видов, встречающихся в заливе Петра Великого, цитируется только работа Л. П. Перестенко (1980). В остальных случаях из нескольких работ, содержащих сведения о нахождении того или иного вида в районе, приведенном в таблице, указывается наиболее ранняя. Цифрами в таблице обозначены следующие публикации: 1 — Е. Зинова, 1954; 2 — Tokida, 1954; 3 — А. Зинова, 1972а; 4 — А. Зинова, 1972б; 5 — А. Зинова, 1976; 6 — Щапова, Возжинская, 1960; 7 — Суховеева, 1969; 8 — Паймеева, 1972; 9 — Макиенко, 1974; 10 — Перестенко, 1980; 11 — Клочкова, 1980; 12 — Клочкова, 1985; 13 — Клочкова, Бывалина, 1979; 14 — Клочкова, Бывалина, 1985; 15 — Гусарова, 1982.

Слоевище 6—8 см выс. и 0.6—1.2 мм толщ. Встречается часто, образует самостоятельные или смешанные с *Urospora penicilliformis* поселения на прибойной валунной или валунно-глыбовой литорали. Отмечен в 15 пунктах побережья, расположенных между бухтами Рудная Пристань (*3*) и Датта (*23*). Июль—август.

6. *Protomonostroma undulatum* (Wittr.) Vinogr. f. *farlowii* (Foslie) Vinogr. — Виноградова, 1974 : 57, табл. 13.

Пластины 4—8.5 см выс. Обнаружен однажды в небольшом количестве у мыса Сосунова (*13*) на глубине 2 м. Май.

7. *Rhizoclonium implexum* (Dillw.) Kütz. — Виноградова, 1979 : 40, рис. 16.

Нити 16—20 мкм толщ. Встречен в ограниченном количестве в бухтах Лангоу (*2*), Рудная Пристань (*3*), Светлая (*14*) на полуприбойных скалистых участках литорали и в супралиторальных ваннах в условиях сильного опреснения. Июль—август.

8. *Tinocladia crassa* (Sur.) Kylin. — Inagaki, 1958 : 143, fig. 49—50, tab. 5.

Слоевище до 15 см выс., 2.3 мм толщ. Немногочисленные образцы обнаружены на *Zostera marina* в бухте Ванина (*22*) в дрейфующем состоянии. Июль.

9. *Haplogloia kurilensis* Inagaki, 1958 : 135, fig. 40—41.

Слоевище 40 см выс. Единственный образец обнаружен у мыса Сосунова (*13*) на глубине 20 м. Август.

У материкового побережья Японского моря это вторая находка вида. Первая приводилась также по одному образцу (Паймеева, 1972). В данном районе вид, по-видимому, появляется эпизодически. От образцов *H. kurilensis*, описанных K. Inagaki (1958), наше растение отличается заметно большей (до 72 мкм) толщиной и особенно длиной (до 11 мм) ассимиляционных нитей неограниченного роста.

10. *Desmarestia kurilensis* Yamada, 1935 : 14, tab. 4; *Desmarestia* sp. Макиенко, Клочкова, 1978 : 20, рис. 2.

Слоевище 16—28 см выс. Боковые ветви узко-линейные. Встречен однажды в небольшом количестве в заливе Чихачева (*24*) в нижнем горизонте полуприбойной литорали. Август.

В заливе Чихачева данный вид, судя по морфологии обнаруженных образцов, находится в угнетенном состоянии. Поскольку на большом по протяженности участке материкового побережья он не встречается (см. таблицу), а течение вод на севере Японского моря способствует распространению вида от юго-восточного к северо-западному побережью, логично предполагать, что *D. kurilensis* проникает в залив не из южного Приморья, а от западного Сахалина.

11. *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke. — Ruprecht, 1850 : 181.

Слоевище до 16 см выс. Обнаружен однажды в массовом количестве у мыса Сосунова (*13*) в среднем горизонте скалистой полуприбойной литорали. Начало августа.

12. *Pseudochorda nagaii* (Tokida) Inagaki, 1958: 175, fig. 74—76.

Шнуры до 1 м дл., 4 мм толщ. Обнаружен в небольшом количестве у мыса Речного (*12*) на скалистом грунте на глубине 19 м. Июль.

RHODOPHYTA

13. *Porphyra seriata* Kjellm. — Перестенко, 1980 : 30, рис. 19—24.

Пластины до 4×3 см. Встречается редко, в ограниченном количестве в бухте Терней (*5*), у мыса Мосолова (*7*) на глубине 2.5—4 м на *Chondrus pinnulatus*. Июнь.

14. *Porphyra purpurea* (Roth.) Ag. — Перестенко, 1982 : 22, табл. 2, рис. 4—6.

Пластины до 8×5 см. Встречается часто, одиночными слоевищами у мысов Первенец (*6*), Надежды (*8*), Маячный (*9*) на глыбово-валунных, скалистых и каменистых грунтах и на *Odonthalia corymbifera* на глубинах 3.5—6.5 м. Май—август.

15. *Callophyllis papulosa* Perest. — Перестенко, 1978 : 35, рис. 4—5.

Слоевище 8—16 см выс., боковые ветви до 1.5 см шир. с округлыми цельными или выемчатыми верхушками. Встречается редко, одиночными слоевищами у мысов Зеленый (*1*), Сосунова (*13*), оз. Бурное (*15*) на галечно-гравийном грунте на глубинах 18—34 м. Июнь—август.

Основным районом распространения вида является юг Охотского моря и западный Сахалин. Образцы, собранные у материкового берега Японского моря, отличаются от произрастающих там растений меньшими размерами. Габитусом, формой, рассеченностью ветвей они близки к *C. rhynchocarpa* и, по-видимому, поэтому ранее здесь не отмечались. Хорошо отличается от этого вида

более темным цветом, текстурой и наличием сильно утолщенных оболочек у клеток сердцевины.

16. *Cirrulicarpus gmelini* (Grun.) Tokida et Masaki. — Norris, Tokida, Masaki, 1960 : 29, fig. 1—9.

Единственный образец 9 см выс., с обильно рассеченными терминальными ветвями. Встречен у мыса Зеленого (*1*) в выбросах. Июнь.

Так как данный вид у берегов Приморья отмечен только в выбросах единичными экземплярами, можно думать, что он здесь не встречается в бентосной флоре, а приносится из других районов.

17. *Alatocladia modesta* (Yendo) Johansen. — Клочкова, 1980 : 22, рис. 5.

Кустики 1.5—2 см выс., с концептакулами. Обнаружен однажды в очень ограниченном количестве у мыса Травяного (*19*) на глубине 8 м с эпифитом *Ptilota phacelocarpoides*. Июль.

Основным районом распространения вида является о-в Хоккайдо, Южные Курилы и южный Сахалин. Там его слоевище достигает 7—8 см выс. У материкового берега высота растений и размеры члеников заметно уменьшаются. По-видимому, к югу от мыса Травяного *A. modesta* исчезает.

18. *Devaleraea yendoi* (Lee) Guiry. — *Halosaccion yendoi* Lee, 1978 : 7, fig. 2—7, pl. 1, A—B.

Слоевище в виде тонкостенного мешка до 11 см выс. и 2.8 см шир. Встречается редко, единичными экземплярами в бухтах Терней (*5*), Ванина (*22*), у мысов Мосолова (*7*), Александры (*11*) на глубинах 1—2.5 м как эпифит *Ptilota filicina*. Июнь.

19. *Antithamnionella micharae* (Tokida) Itono. — Перестенко, 1980 : 90, рис. 113—115.

Кустики 3.5 см выс. Несколько образцов обнаружено у мыса Золотого (*18*) на галечном грунте на глубинах 3—13 м и в бухте Ванина (*22*) в дрейфующем состоянии. Май—июль.

20. *Hollenbergia asiatica* Perest. — Перестенко, 1980 : 87, рис. 116—122.

Кустики 3—4.5 см выс. Несколько образцов собрано у мысов Зеленый (*1*), Сосунова (*13*) на глубинах 3—4 м на *Neoptilota asplenioides*. Июль.

21. *Antithamnion defectum* Kylin. — *Antithamnion sparsum* Tokida, 1932 : 105, fig. 1—2, pl. 3, fig. a.

Кустики до 1.7 см выс. Найдено несколько растений в заливе Рында (*4*) на глубине 10 м на *Rhodomela teres*. Июль.

22. *Ptilota phacelocarpoides* A. Zin. — А. Зинова, 1972а : 85, рис. 4.

Кустики 2.5—5 см выс. Встречается часто, в ограниченном количестве у мысов Александры (*11*), Плоского (*12*), Травяного (*18*), в бухте Иннокентия (*20*) на валунно-песчаном грунте и как эпифит *Bossiella* и *Alatocladia* на глубинах 2—9 м и в выбросах. Июль.

23. *Kurogia pulchra* Yoshida, 1979 : 8, fig. 1—11. — *Delesseria violacea* auct. non Kylin : Клочкова, Бывалина, 1979 : 13.

Кустики до 11 см выс. Молодые листовидные пластины без жилок, редко с отчетливыми парными жилками. Встречено несколько растений в бухте Светлой (*14*) на глубине 4 м в сентябре и в бухте Ванина (*22*) в выбросах в июне.

24. *Heteroglossum ochotense* A. Zin. — А. Зинова, 1972б : 67, рис. 3.

Кустики до 25 см выс. Ветви линейные, до 1.3 (2) см шир., с пролификациями. Встречается часто, одиночными слоевищами у мыса Зеленого (*1*), в бухте Светлой (*14*), у оз. Бурное (*15*), в бухте Иннокентия (*20*) на галечно-валунном грунте на глубинах 3, 22—32 м. Июнь—июль.

Изученные растения собраны в разные годы в различных экотопах, имеют органы размножения и характеризуются достаточно крупными слоевищами. Вероятно, у приморского побережья данный вид образует постоянные поселения.

25. *Neoholmesia japonica* (Okam.) Mikami, 1970 : 108, fig. 1—10.

Слоевище 10—14 см выс. с листовидными пластинами 1.5—3.2×4—10 см. Встречен однажды, в ограниченном количестве у мыса Золотого (*18*) на крупногалечном грунте на глубине 25 м. Июнь.

Данный вид к побережью материка проникает от Сахалина или Хоккайдо. Южная граница распространения проходит в среднем Приморье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л.: Наука, 1974. 112 с. — *Виноградова К. Л.* Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л.: Наука, 1979. 145 с. — *Виноградова К. Л., Клочкова Н. Г., Перестенко Л. П.* Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука, 1978. С. 150—155. — *Гайл Г. И.* Очерк водорослевого пояса приморского побережья в связи с некоторыми общими вопросами его использования // Изв. ТИРХ. 1930. Т. 4, вып. 2. С. 86—97. — *Гусарова И. С.* Видовой состав макрофитов бухты Рудная (Японское море) // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 3—9. — *Зинова А. Д.* Новые и интересные виды красных водорослей из дальневосточных морей СССР // Нов. сист. низш. раст. 1972а. Т. 9. С. 7—20. — *Зинова А. Д.* Представители семейства *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана // Нов. сист. низш. раст. 1972б. Т. 9. С. 65—82. — *Зинова А. Д.* Представители семейства *Delesseriaceae* (*Rhodophyta*) в северной части Тихого океана. 3 // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 7—10. — *Зинова Е. С.* Водоросли Японского моря. Красные водоросли (*Rhodophyceae*) // Тр. Тихоокеан. ком. 1940. Т. 5. С. 1—164. — *Зинова Е. С.* Водоросли Татарского пролива // Тр. Ботан. ин-та. АН СССР. 1954. Сер. 2, вып. 9. С. 311—364. — *Клочкова Н. Г.* Кораллиновые водоросли (*Rhodophyta*, *Corallinaceae*) дальневосточных морей СССР. *Bossiella* Silva и *Alatocladia* (Yendo) Johansen // Нов. сист. низш. раст. 1980. Т. 17. С. 10—23. — *Клочкова Н. Г.* Водоросли, новые и редкие для острова Сахалин // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 59—71. — *Клочкова Н. Г., Бывалина Т. П.* Новые данные о водорослях-макрофитах материкового побережья Японского моря // Нов. сист. низш. раст. 1979. Т. 16. С. 8—5. — *Клочкова Н. Г., Бывалина Т. П.* Водоросли-макрофиты острова Сахалин. I. Зеленые водоросли // Бентос и условия его существования на шельфовых зонах Сахалина. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 42—64. — *Макиенко В. Ф.* Флористический состав и распределение водорослей-макрофитов у берегов острова Монерон // Морская альгология — макрофитобентос: Тез. докл. М.: Наука, 1974. С. 89—91. — *Макиенко В. Ф., Клочкова Н. Г.* Водоросли, новые для залива Чихачева (Татарский пролив, Японское море) // Биология моря. 1978. № 3. С. 17—25. — *Паймеева Л. Г.* Новые виды водорослей для района м. Поворотный—зал. Чихачева // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 262—263. — *Перестенко Л. П.* О видах *Callophyllis* Kütz. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) в морях Дальнего Востока // Нов. сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 30—37. — *Перестенко Л. П.* Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. 232 с. — *Перестенко Л. П.* Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР // Нов. сист. низш. раст. 1982. Т. 19. С. 16—29. — *Суховеева М. В.* Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток: Дальиздат, 1969. 26 с. — *Щапова Т. Ф., Возжинская В. Б.* Водоросли литорали западного побережья Сахалина // Тр. ин-та океанол. АН СССР. 1960. Т. 34. С. 123—146. — *Inagaki K.* A systematic study of the order *Chordariales* from Japan and its vicinity // Sci. Pap. Inst. Alg. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1958. Vol. 4, N 2. 197 p. — *Lee I. K.* Studies on *Rhodymeniales* from Hokkaido // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. V (Botany). 1978. Vol. 11. P. 1—194. — *Mikami M.* On the character in *Holmesia japonica* Okamura // Bul. Japan. Soc. Phycol. 1970. Vol. 18, N 3. P. 6—9. — *Nagai M.* Marine algae of the Kurile Islands. 2 // J. Fac. Agric. Hokkaido Imp. Univ. 1940. Vol. 46, pt 1. P. 1—137. — *Norris R. E., Tokida J., Masaki T.* Further studies on *Cirrulicarpus gmelini* (Grunow) Tokida et Masaki // Bul. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1960. Vol 11, N 2. P. 29—36. — *Ruprecht F. J.* Algae Ochotensis. St.-Petersburg, 1850. 243 S. — *Tokida J.* On two new species of *Antithamnion* from Japan // Transact. Sapporo Nat. Hist. Soc. 1932. Vol. 12, N 2, 3. P. 105—113. — *Yamada Y.* Marine algae from Urup, the middle Kuriles, especially from the vicinity of Iema bay // Sci. Pap. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ. 1935. Vol. 1, N 1. P. 1—26. — *Yoshida T.* A new genus *Kurogia* (*Delesseriaceae*, *Rhodophyta*) from Hokkaido, Northern Japan // J. Phycol. 1979. Vol. 27, N 2. P. 83—89.

Камчатский отдел природопользования
Тихоокеанского института географии
ДВО АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.
Тихоокеанский институт рыбного хозяйства и океанографии,
Владивосток.

Получено 4 XI 1988.

УДК 581.527.7 (470.344) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

А. В. Димитриев, Л. П. Теплова, Р. Т. Нерогова, В. Г. Папченков

О НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И НОВЫХ РАСТЕНИЯХ ЧУВАШИИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ТЕРРИТОРИЙ

A. V. DIMITRIEV, L. P. TEPLOVA, R. T. NEROGOVA, V. G. PAPCHENKOV. ON SOME NEW AND RARE PLANTS OF THE CHUVASHIA AND THE ADJOINING TERRITORIES

Приводятся 12 новых растений для Чувашии, 2 — для Татарии и 1 — для Горьковской обл. Для 5 редких видов растений указываются новые местонахождения.

В ходе обработки гербарного материала, собранного при флористических обследованиях на территории Чувашии, Татарии и Горьковской обл., обнаружены новые виды растений, которые не отмечались в региональных флористических сводках (Маевский, 1964; Куданова, 1965; Плетнева-Соколова и др., 1967; Определитель растений Татарской АССР, 1979; Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д., 1985) и в другой флористической литературе (Димитриев, Ильминских, 1979; Папченков, 1985; Димитриев, 1987; Папченков, Димитриев, 1987).

Botrychium virginianum (L.) Sw. Ранее в Чувашии было известно только одно местонахождение (Куданова, 1965). В 1987 г. этот вид был найден в районе оз. Астраханка на левобережье Волги.

Actaea erythrocarpa Fisch. В прошлом это сибирское растение отмечалось в окр. г. Чебоксары (Маевский, 1964). В последние годы обнаружены новые местонахождения этого вида в нагорных дубравах Чебоксарского и Моргаушского районов.

Axyris amaranthoides L. Впервые в Чувашской АССР собран студентами педагогического института в 1972 г. на левобережье р. Волги в районе оз. Астраханка в местах большой рекреационной нагрузки. В 1980 г. обнаружен на песчаном левом берегу р. Волги в окр. д. Кувшинки Чебоксарского р-на, в 1981 — на ж.-д. ст. Чебоксары, в 1984 — на ж.-д. ст. Тюрлема.

Одним из авторов статьи найден также в Мамадышском р-не Татарской АССР (пос. Берсут, 1987), что является новой точкой произрастания вида в Татарии (Туганаев, Иванова, 1979).

Crambe maritima L. Растение отмечено 6 IX 1984 на северной экспозиции ж.-д. насыпи между ст. Шоркистры и остановочной платформой (ОП) 684 км. Для Чувашии приводится впервые.

Abutilon theophrasti Medik. В Чувашии встречены единичные экземпляры на территории следующих ж.-д. станций: Тюрлема, 29 III 1984; Чебоксары, 6 X 1985; между ОП Чаркли—ст. Вурнары; разъездом 632 км—ОП Анерка, 13 IX 1984. В большом удалении от ж.-д. путей он обнаружен 6 VIII 1987 около административного здания колхоза им. Ленина Красноармейского р-на и 29 X 1987 на территории Ковалинского крахмалзавода Урмарского р-на Чувашской АССР.

В Татарской АССР этот вид найден на ст. Свияжск 9 IX 1984.

Для Чувашии и Татарии вид отмечается впервые.

По литературным данным, ближайшие местонахождения канатника Теофраста в качестве заносного растения находятся в Ульяновской обл. (Раков, Пчелкин, 1980).

Potentilla canescens Bess. Впервые в Чувашии собран на выгоне у д. Кувакино Алатырского р-на 29 VI 1986.

Vinca minor L. Впервые в Чувашии обнаружен летом 1985 г. в овраге у д. Сот-

никово Марпосадского р-на. Впоследствии (1987 г.) — около Сотниковского кладбища.

Euphrasia hirtella Jord. ex Reut. В Чувашии впервые найден в окр. г. Цивильска на сухой отмели р. М. Цивиль 8 VII 1986. В региональной литературе во Волжско-Камскому краю не приводится, но во «Флоре европейской части СССР» (Цвелев, 1981) вид указывается для Волжско-Камского и востока Волжско-Донского флористических подрайонов.

Salvia stepposa Shost. Собран 30 VI 1986 на лугу по склону балки в Порецком р-не. Для Чувашии ранее не приводился. Ближайшие местонахождения — в Татарской АССР (Маркова, 1979) и Ульяновской обл. (Раков, 1984), где этот вид встречается довольно часто. В Чувашии он, по-видимому, на остепненных склонах также нередок.

Ambrosia artemisiifolia L. О находках этого растения в Чувашии нами сообщалось (Димитриев, Пузырев, 1987). Новые местонахождения: 1) среди жилой застройки г. Чебоксар, 1985 и в пос. Вурнары, 1984; 2) на ж.-д. ст. Тюрлема, 1984; Урмары и Чебоксары, 1986—1988.

Впервые в Татарской АССР найдено на ж.-д. ст. Свияжск 14 X 1984, а 10 IX 1987 — на разреженном люцерновом поле в окр. д. Акзегитово Зеленодольского р-на.

Solidago canadensis L. Одичавшие экземпляры обнаружены на откосе автодороги Чебоксары—Лапсары рядом с Чебоксарским ботаническим садом 13 IX 1981.

Eremopyrum triticeum (Gaertn.) Nevski. Впервые в Чувашии 25 V 1981 найдено между ст. Канаш и ОП Чагаси на откосе ж.-д. насыпи южной экспозиции; 31 V 1984 — в том же месте.

Hordeum jubatum L. О находках этого растения в Волжско-Камском крае нами сообщалось ранее (Димитриев и др., 1984). В последние годы обнаружены новые местонахождения в пределах г. Чебоксары, Марпосадского р-на и на ж.-д. ст. Урмары. В 1984 г. ячмень гривастый найден на откосах автострады около г. Воротынец и на окраине г. Дзержинска Горьковской обл., для которой еще не приводился (Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д., 1985).

Poa crispa Thuill. Впервые в Чувашии собран в 1981 г. между ж.-д. ст. Урмары—ОП Тансарно—ОП Чешлама на ж.-д. насыпи. Это местонахождение ежегодно подтверждается.

В небольшом количестве этот мятлик найден 25 V 1981 между ж.-д. путями ст. Канаш-1, Канаш-2 и ОП Чагаси, где в последние годы не обнаружен.

Nardus stricta L. В Чувашии впервые найден в 1975 г. на суходольном лугу в окр. д. Вурманкасы Чебоксарского р-на, где занимает в настоящее время большие участки.

Zizania aquatica L. Впервые в Чувашии в 1980 г. немногочисленные экземпляры обнаружены на берегу оз. Астраханки на левобережье р. Волги. Произрастает также в Калининском госзаказнике республики на берегах водоемов, расположенных на территории колхоза «Самолет» Вурнарского р-на, и на прудах хозяйства Чебоксарского районного общества охотников и рыболовов, где была высеяна в биотехнических целях.

Основные гербарные образцы растений хранятся в гербариях Ленинграда (LE) и Чувашского государственного педагогического института, а часть дублетов — в гербарии Удмуртского государственного университета и Волжско-Камского отделения ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства.

Авторы статьи выражают благодарность Н. Н. Цвелеву — куратору сектора европейской части СССР гербария БИН АН СССР за помощь при определении некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд. Горький: Волго-Вят. кн. изд-во, 1985. 320 с. — *Димитриев А. В.* Некоторые интересные флористические находки в Среднем Поволжье // Нов. сист. высш. раст. 1987. Т. 24. С. 224—226. — *Димитриев А. В., Ильминских Н. Г.* Новые заносные растения во флоре Чувашии // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 7. С. 1007—1008. — *Димитриев А. В., Краснов Н. А., Нерогова Р. Т., Теплова Л. П. Hordeum jubatum* (*Poaceae*) в Чувашской, Марийской и Татарской АССР // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 5. С. 674—676. — *Димитриев А. В., Пузырев А. Н.* О находках карантинного сорняка амброзии полыннолистной в Чувашской и Удмуртской АССР // Человек и окружающая среда: Тез. докл. 2-й республ. науч.-практ. конф. Устинов, 1987. С. 64—65. — *Куданова З. М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Маркова С. А.* Сем. *Labiatae* (*Lamiaceae*) — Губоцветные // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. С. 273—286. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. — *Папченков В. Г.* Новые и редкие виды растений для автономных республик Среднего Поволжья // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1696—1697. — *Папченков В. Г., Димитриев А. В.* О некоторых редких и новых растениях во флоре Чувашии // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 4. С. 526—528. — *Плетнева-Соколова А. Д., Львова А. Н., Димитриева К. С.* Русско-чувашский словарь названий растений, произрастающих на территории Чувашии. 2-е изд. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1967. 28 с. — *Раков Н. С.* Сем. *Lamiaceae* (*Labiatae*) — Губоцветные // Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. С. 226—242. — *Раков Н. С., Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 5. С. 711—713. — *Туганаев В. В., Иванова Р. Г.* Сем. *Chenopodiaceae* — Маревые // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. С. 131—136. — *Цвелев Н. Н.* Род Очанка — *Euphrasia* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 268—281.

Чувашский
государственный педагогический институт,
Чебоксары,
Волжско-Камское отделение
ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства,
Казань.

Получено 3 III 1988.

УДК 581.9 (470.3) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

К. Ф. Хмелев, Н. Ю. Хлызова, В. А. Агафонов

О НОВЫХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ ЛИПЕЦКОЙ ОБЛАСТИ

K. F. CHMELEV, N. Yu. CHLYSOVA, V. A. AGAFONOV. ON NEW AND RARE PLANTS IN THE LIPETSK REGION FLORA

Приводятся сведения о находках в Липецкой обл. 4 новых и 2 редких видов.

Основными сводками по видовому составу сосудистых растений Липецкой обл., вышедшими за последние десятилетия, являются работы Н. С. Камышева, К. Ф. Хмелева (1972), Н. С. Камышева (1978), М. В. Казаковой (1985). Некоторые новые сведения о флоре региона приведены в работе А. Я. Григорьевской, М. В. Казаковой, В. Н. Тихомирова (1986).

Флористические исследования, проведенные авторами в 1987 г. на территории Липецкой обл., позволили выявить новые виды и обнаружить ранее не известные местонахождения редких растений для этого региона. В сборах кроме авторов статьи принимала участие студентка Воронежского государственного университета Н. И. Бабкина. Собранный гербарий хранится в Воронежском государственном университете.

Номенклатура сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1981). Названия видов расположены в алфавитном порядке.

Alisma gramineum Lej. Редкий для Липецкой обл. вид. Был известен по единственной находке в Добринском р-не, юго-западнее с. Добринки, в луже на сырой солоди, 12 VII 1984 (Григорьевская и др., 1986). Нами отмечена подводная форма частухи злаколистной в Грязинском р-не, в окр. с. Таволжанка, в мелководном затоне Матырского водохранилища, 28 VIII 1987.

Lemna gibba L. Для Липецкой обл. отмечается впервые. Широко распространен в реках Воронеж, Матыра, Усмань, Плавица, Байгора, где образует массовые скопления вместе с ряской малой и многокоренником.

Plantago cornutii Gouan. Очень редкий в области вид. Был известен по единственной находке Д. И. Литвинова в Усманском уезде, по солончаковым лугам и баклушам близ с. Добринка, 5 VIII 1988 — MW. Собран нами в Добринском р-не, в окр. с. Верхняя Матренка на солонцовом комплексе, 8 VIII 1987.

Puccinellia bilykiana Klok. Новый для Липецкой обл. вид. Собран в Добринском р-не в окр. с. Верхняя Матренка на солонцовом комплексе, 8 VII 1987.

Typha laxmanii Lep. Вид, редкий для Волжско-Донского флористического района (Леонова, 1979). Для Липецкой обл. указывается впервые. Широко распространен на левобережье Матырского водохранилища и р. Матыры, где образует заросли по окраинам зарастающих затонов: Грязинский р-н, в черте г. Грязи, 28 VIII 1987; окр. с. Таволжанка, 28 VIII 1987; окр. с. Новая жизнь, 28 VIII 1987; окр. с. Казинка, 28 VIII 1987.

Wolffia arrhiza (L.) Horkel ex Wimm. Вид, редкий для Волжско-Донского флористического района (Иконников, 1979). В Липецкой обл. отмечается впервые. Встречается в затонах, заливах, пойменных озерах р. Воронеж на участке Липецк—с. Излегоще. Нередко образует массовые скопления.

Авторы благодарят Н. Н. Цвелева за помощь в определении гербарных образцов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Григорьевская А. Я., Казакова М. В., Тихомиров В. Н. Новые виды флоры Липецкой области // Биол. науки. 1986. № 9. С. 79—82. — *Иконников С. С.* Семейство Рясковые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 317—321. — *Казакова М. В.* Флора Липецкой области: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Воронеж, 1985. 24 с. — *Камышев Н. С.* Флора Центрального Черноземья и ее анализ. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1978. 116 с. — *Камышев Н. С., Хмелев К. Ф.* Растительный покров Липецкой области. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1972. 196 с. — *Леонова Т. Г.* Семейство Рогозовые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 327—330.

Воронежский государственный университет.

Получено 30 IX 1988.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.002 : 511 1. : 581.48

В. В. Назаров

МЕТОДИКА ПОДСЧЕТА МЕЛКИХ СЕМЯН И СЕМЯПОЧЕК (НА ПРИМЕРЕ СЕМ. *ORCHIDACEAE*)

V. V. NAZAROV. SMALL SEED AND OVULE CALCULATION TECHNIQUE WITH SPECIAL REFERENCE TO THE *ORCHIDACEAE* FAMILY

Предлагается новая методика определения семенной продуктивности у орхидных. Перед подсчетом семена и семяпочки распределяются особым способом в один слой и фотографируются в проходящем свете. Подсчет производится на фотоснимке прокалыванием их изображений. Скорость подсчета составляет 130—150 единиц в минуту.

При изучении репродуктивной способности — одного из важнейших аспектов биологии цветковых растений — возникает необходимость определения числа семян и семяпочек на один цветок, так как эти данные являются исходными для получения других показателей. Особую трудность в этом отношении представляют некоторые семейства цветковых растений — *Orchidaceae* Juss., *Orobanchaceae* Vent., в плодах которых содержится большое число (до 6 000 000) пылевидных (0.00039—0.014 мг) семян (Arditti, 1967; Терехин, 1977).

Существующие методики подсчета таких семян (Darwin, 1862; Salisbury, 1942; Mehrhoff, 1983), основанные на пересчете определенной выборки из основной совокупности, недостаточно точны. Весовой метод может давать сильное варьирование результатов из-за разнородности семян при разном типе опыления. Так, в отношении *Orchis purpurea* Huds. мы установили, что масса 1000 семян, образовавшихся в результате самоопыления, составляла 1.04±0.043 г, тогда как семена, возникшие от перекрестного опыления, были значительно тяжелее — 1.92±0.030 г. Разница в массе в этом случае обусловливалась как более мелким размером семян, возникших от самоопыления, так и присутствием в их составе большого числа абортированных. Высокое число абортированных семян в отдельных плодах наблюдалось и у других растений. При этом такие семена удалялись из выборки перед взвешиванием (Salisbury, 1942), что усложняло методику. Применяемые методы разбавленных образцов дают значительную погрешность вследствие неравномерного распределения семян в объеме или на поверхности (Работнов, 1950).

Предлагаемая нами методика подсчета семян у орхидных основана на равномерном распределении их в один слой по поверхности воды.[1] Известно, что семена орхидных не смачиваются водой и могут находиться на ее поверхности в течение нескольких недель (Burgeff, 1936).

Нераскрытые коробочки со спелыми семенами помещаются в пакетики из прозрачной бумаги. Прозрачность бумаги позволяет определять момент созревания коробочек и высыпания семян в пакет. Последние переносятся

---

[1] На данную методику подана заявка № 4 321 402/24 с приоритетом 26 X 1987 на изобретение «Способ подсчета мелких семян», по которой получено положительное решение от 8 IV 1988.

на поверхность воды, налитой на стеклянную пластину 50×50 мм. Равномерное распределение семян в один слой достигается помешиванием воды препаровальной иглой. При этом площадь поверхности жидкости должна равняться или немного превышать суммарную проекцию семян. Для выполнения этого условия семена высыпаются на поверхность воды с меньшей площадью, чем они могут занять. Добавляя воду по капле и помешивая ее иглой, добиваются равномерного распределения семян в один слой. Затем пластины накрываются колпаком с отверстиями для вентиляции до полного испарения воды. После чего семена остаются лежать на пластине в один слой и фотографируются в проходящем свете. Подсчет семян осуществляется на фотоснимке. Изображения семян при этом прокалываются иглой, подключенной к одному из контактов кнопки «+» микрокалькулятора «Электроника».

Второй контакт кнопки подсоединяется к алюминиевой пластине, на которой располагается фотоснимок. Перед началом подсчета нажимается кнопка с цифрой «1». При прокалывании изображения иглой происходит замыкание цепи с суммированием импульсов на индикаторе. Скорость подсчета составляет при этом 130—150 единиц в минуту. Пропущенные изображения семян легко обнаруживаются при просмотре фотографии на просвет.

Определение числа семян на фотоснимке может выполняться двумя способами: подсчетом всех изображений и подсчетом изображений на участке определенного размера с последующим пересчетом на всю площадь, которую они занимают. Общая площадь скопления во втором случае определяется при помощи планиметра. Подсчет семян в 15 коробочках *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch первым и вторым способами показал, что для получения достоверных результатов (с ошибкой, не превышающей 5 %) выборочная площадь должна составлять не менее 5—10 % общей площади скопления. Выборку лучше брать по центру в виде трансекты.

Определение числа семяпочек также основано на пересчете их фотографического изображения. Для расположения семяпочек в один слой используется методика приготовления давленых препаратов (Паушева, 1974). Непосредственно после раскрытия цветка завязь отделяется от лепестков околоцветника и помещается в фиксирующую смесь FAA состава: 70%-ный спирт, 40%-ный формалин и ледяная уксусная кислота в пропорции 10 : 3 : 1. В этот момент семяпочки у орхидных, как известно, представляют собой небольшие меристематические бугорки (Савина, 1965), что в меньшей степени способствует их взаимному перекрыванию при изготовлении давленых препаратов. Из фиксатора завязи переносят в 1 н. раствор соляной кислоты на 5—7 мин. При вскрытии из завязи вычленяют плаценты с семяпочками, которые окрашивают 5 мин в 1%-ном спиртовом растворе лихтгрюна. Затем плаценты немного подсушивают и расправляют на предметном стекле в капле глицерина. Сверху накладывают покровное стекло и делают давленый препарат. Препараты фотографируют в проходящем свете.

Завязь у большинства орхидных паракарпная и состоит из трех плодолистиков с париетальной плацентой на каждом. Размер, степень и характер руминированности плацент отличаются разнообразием в пределах семейства (Терехин, 1977). Однако плаценты одной завязи практически однородны по этим показателям. Это позволяет определять число семяпочек в завязи также двумя способами: пересчетом семяпочек на всех плацентах завязи или только на одной. Как показал подсчет семяпочек в 10 завязях *Platanthera bifolia* (L.) Rich., ошибка не превышает 10 % при использовании второго способа.

Приведенная методика определения числа мелких семян и семяпочек апробирована на пяти видах орхидей умеренной зоны: *Cephalanthera longifolia*, *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichenb., *P. bifolia*, *Dactylorhiza romana* (Sib. et Mauri) Soó, *D. incarnata* (L.) Soó. При этом семена подсчитаны в 185 коробоч-

ках, а семяпочки — в 210 завязях указанных видов. Данная методика может быть применена и к другим растениям, которые обнаруживают сходство с орхидными в строении семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Паушева З. П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7—204. — *Савина Г. И.* Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis* // Бот. журн. 1965. Т. 50, № 1. С. 96—103. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 220 с. — *Arditti J.* Factors affecting the germination of orchid seeds // Bot. Rev. 1967. Vol. 33, N 1. P. 1—97. — *Burgeff H.* Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena, 1936. 312 S. — *Darwin Ch.* The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects, and on the good effects of intercrossing. London, 1862. 365 p. — *Mehrhoff L. A.* Pollination in genus *Isotria* (*Orchidaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70, N 10. P. 1444—1453. — *Salisbury E. J.* The reproductive capacity of plants. Studies in quantitative biology. London, 1942. 244 p.

Симферопольский государственный университет.

Получено 21 IX 1988.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (47+57):582.29

Н. В. Мацкевич, Х. Х. Трасс

О КУРИРОВАНИИ ЛИШАЙНИКОВ, ЗАНЕСЕННЫХ В «КРАСНУЮ КНИГУ СССР»

N. V. MATSKEVICH, H. H. TRASS. ON SCIENTISTS IN CHARGE OF LICHENS INCLUDED IN THE «RED BOOK OF THE USSR»

В «Красную книгу СССР» (т. 2, 2-е изд., перераб. и доп. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 480 с., илл.) занесено 29 видов редких и «сокращающихся» видов кустистых и листоватых лишайников. В отношении этих видов необходимо проведение координированных исследований, направленных на разработку конкретных мероприятий и долгосрочной стратегии их охраны.

Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела (ВНИИПрирода) Госкомприроды СССР, которому поручено ведение «Красной книги СССР», провел работу по выявлению учреждений и специалистов, согласившихся взять на себя обязанности кураторов отдельных видов. Ниже прилагается перечень учреждений-кураторов и курируемых ими видов лишайников, занесенных в «Красную книгу СССР», а также фамилии непосредственных исполнителей.

1. Азербайджанский сельскохозяйственный институт им. С. Агамали-оглы — *Leptogium corticola* (Tayl.) Tuck., *Letharia vulpina* (L.) Vain. В. С. Новрузов.
2. Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР — *Asahinea scholanderi* (Llano) C. Culb. et W. Culb., *Cladonia graciliformis* Zahlbr., *Coriscium viride* (Ach.) Vain. А. Г. Микулин.
3. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР — *Parmelia borisorum* Oxn. М. П. Андреев.
4. Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела — *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. М. М. Петрова.
5. Дальневосточный государственный университет — *Lobaria amplissima* (Scop.) Forss. Л. А. Княжева.
6. Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН Азербайджанской ССР — *Ramalina evernioides* Nyl., *R. maciformis* (Del.) Bory. Ш. О. Бархалов.
7. Институт ботаники АН Таджикской ССР — *Aspicilia oxneriana* Blum. И. Кудратов.
8. Институт ботаники АН Туркменской ССР — *Tornabenia atlantica* (Ach.) Kurok. З. Х. Джураева.
9. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украинской ССР и Центральный республиканский ботанический сад АН УССР — *Lobaria amplissima* (Scop.) Forss., *Roccella fucoides* (Neck.) Vain., *Umbilicaria subpolyphylla* Oxn. С. Я. Кондратюк, О. Б. Блюм.
10. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН Белорусской ССР — *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. В. В. Голубков.
11. Лазовский государственный заповедник — *Bryoria fremontii* (Tuck.) Brodo et D. Hawksw. С. И. Чабаненко.

12. Латвийский государственный университет им. Петра Стучки — *Parmelia mougeottii* Schaer. А. В. Питеранс.

13. Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова — *Hypogymnia hypotrypella* (Asah.) Rassad. Т. Ю. Толпышева.

14. Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского филиала им. С. М. Кирова АН СССР — *Umbilicaria esculenta* (Mioschi) Minks, *Stereocaulon saviczii* Du Rietz. А. В. Домбровская.

15. Ростовский государственный университет — *Parmelia borisorum* Oxn., *Usnea florida* (L.) Wigg. А. М. Волкова.

16. Тартуский государственный университет — *Cetraria alvarensis* (Wahlenb.) Vain., *Cladonia vulcani* Savicz, *Glossodium japonicum* Zahlbr. Х. Х. Трасс.

17. Тихоокеанский институт географии ДВО АН СССР — *Coccocarpia eryhroxili* (Spreng.) Swinsc. et Krog, *Teloschistes flavicans* (Sw.) Norm. И. Ф. Скирина.

18. Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР — *Cetraria komarovii* Elenk. Т. В. Макрый; *Coccocarpia cronia* (Tuck.) Vain., *Pyxine endochrysoides* (Nyl.) Degel., *Sticta limbata* (Sm.) Ach. Н. В. Седельникова.

Многие из перечисленных учреждений (Азербайджанский сельскохозяйственный институт, ВНИИ охраны природы и заповедного дела, Институт ботаники АН Таджикской ССР, Ростовский государственный университет, Центральный сибирский ботанический сад и т. д.) включили в тематический план изучение биологии, экологии и географического распространения курируемых видов, а также разработку способов их охраны.

Исследования в учреждениях-кураторах будут проводиться по унифицированной программе, разработанной Х. Х. Трассом, Т. Ю. Толпышевой, Н. В. Мацкевич и другими, при участии в обсуждении ее проекта ряда ведущих специалистов (Ш. О. Бархалов, Е. И. Андреева, З. Х. Джураева, Н. В. Седельникова и И. И. Макарова).

Материалы, полученные учреждениями-кураторами, пополнят банк данных по указанным выше видам лишайников и будут служить основанием для выводов о возможности исключения некоторых из этих видов из «Красной книги СССР» или изменения их статуса.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госкомприроды СССР,
Москва,
Тартуский государственный университет.

Получено 5 V 1988.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 581.5 (47+57)

К 100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ИВАНА ВАСИЛЬЕВИЧА ЛАРИНА (1889—1972)

E. P. MATVEYEVA. TO THE CENTENARY OF IVAN VASILYEVICH LARIN (1889—1972)

10 VI 1989 г. исполняется 100 лет со дня рождения выдающегося ученого И. В. Ларина — Героя Социалистического Труда, действительного члена ВАСХНИЛ, заслуженного деятеля науки РСФСР, лауреата Государственной премии и премии им. В. Р. Вильямса, доктора биологических наук, профессора, почетного доктора Редингского университета (Англия), почетного члена Польского общества мелиораторов и луговодов, почетного члена Всесоюзного ботанического общества СССР с 1921 г.

За многообразную научную, организационную и педагогическую деятельность, большой вклад в развитие науки и лугово-пастбищного хозяйства СССР И. В. награжден орденом Ленина, двумя орденами Трудового Красного Знамени и медалями.

В небольшой статье невозможно охарактеризовать многообразную деятельность И. В., о ней опубликован ряд обзоров, посвященных его 70- и 80-летиям со дня рождения (Матвеева, 1959, 1969; Работнов, 1959, 1969; Левина, 1973).

И. В. родился 10 VI 1889 г. в семье крестьянина в с. Миуссе Саратовской губернии. Там за 2 года он окончил трехклассную сельскую школу и в 1901 г. поступил в подготовительный класс Уральского реального училища. Он рано начал участвовать в революционном движении и в работе политических кружков. В 1907 г. он был арестован за организацию подпольной типографии и осужден на 5 лет и 4 месяца на каторжные работы, которые он отбывал в Уральской, а затем Саратовской каторжных тюрьмах. Почти полтора года с него не снимали кандалы. В 1912 г. срок его пребывания под арестом был продлен до 6 лет, а в 1913 г. он был отправлен на поселение в Сибирь в с. Тутура Иркутской губернии, с 1915 г. он жил в Иркутске, где работал делопроизводителем Иркутского Союза городов, а затем помощником секретаря Иркутской городской Управы. В ссылке И. В. одновременно занимался самообразованием и изучением местной флоры и растительности, он вел переписку с Д. И. Литвиновым, П. Н. Крыловым, В. Н. Сукачевым, Н. И. Кузнецовым, отправлял гербарий в Восточно-Сибирское отделение Географического общества (которое выделило ему около 500 р. на ведение ботанических исследований Прибайкалья), приводил в порядок гербарные коллекции в Музее Восточно-Сибирского Географического общества, обрабатывая и свои коллекции и записи. В 1916 г. появилась его первая научная публикация.

После февральской революции 1917 г. И. В. вернулся в г. Уральск, где работал заместителем заведующего Земельным управлением, председателем Губернского Управления Советских хозяйств, заместителем председателя и членом Губернской плановой комиссии (до 1923 г.).

Затем И. В. стал почвоведом-ботаником Урало-Букеевской экспедиции (1923—1925 гг.). Тогда же, сдав экстерном экзамен на аттестат зрелости, И. В.

заочно, по особой программе, учился на почвенно-ботаническом отделении географического факультета Ленинградского государственного университета и в 1925 г. получил звание ботаника-географа и почвоведа-географа.

В 1929 г. И. В. уехал в г. Омск, где начал свою более чем 30-летнюю педагогическую деятельность, не прекращая при этом научные исследования. В Омском сельскохозяйственном институте он 3 года возглавлял кафедру кормодобывания и был утвержден профессором. В эти годы он работал и в Сибирской сельскохозяйственной академии, где руководил почвенно-геоботаническими и кормовыми исследованиями в ряде совхозов Западной Сибири и Северного Казахстана на территории до 7 млн. га. В результате этих работ появилась серия публикаций. В 1932—1937 гг. И. В. уже работал во Всесоюзном институте кормов (под Москвой) заведующим отделом лугов и пастбищ. В это время он возглавил почвенно-ботанические и экономические исследования кормовой базы Азово-Черноморского края (в Ростовской обл. и Краснодарском крае, в лесостепной и степной частях Украины).

В военные годы (1941—1944 гг.) И. В. заведовал кафедрой луговодства Алтайского сельскохозяйственного института в Барнауле, одновременно исполняя обязанности заместителя директора и декана агрономического факультета. Под его руководством выполнены исследования по вопросам организации рационального использования и улучшения естественных пастбищ, результаты которых опубликованы в 1945 г., а в 1949 г. (совместно с И. А. Паламарчук) изданы работы об изучении кормовых растений мараловодческих совхозов Алтая.

В 1935 г. И. В. по совокупности научных трудов присуждена степень доктора биологических наук. К этому времени И. В. стал наиболее авторитетным ученым геоботаником-кормовиком.

В 1950, 1951 и 1956 гг. вышли в свет 3 тома монографии «Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР», вдохновителем, организатором, редактором и автором многих разделов которой был И. В. в соавторстве с видными учеными — Ш. М. Агабабяном, В. С. Говорухиным, С. Я. Зафреном, М. А. Касименко, В. К. Лариной, А. Ф. Любской, Т. А. Работновым, С. П. Смеловым. Эта работа получила всеобщее признание у нас в стране и за рубежом. Первый том был удостоен Государственной премии.

С 1937 г. начался ленинградский период деятельности И. В. в отделах геоботаники и растительных ресурсов Ботанического института АН СССР, и с 1938 г. — в Ленинградском сельскохозяйственном институте — заведующим кафедрой луговодства. Под его руководством велись маршрутные исследования природных полупустынных и пустынных пастбищ Центрального Казахстана (1939, 1941) и стационарные работы близ Джезказгана. В 1951—1952 гг. И. В. возглавлял рекогносцировочные и стационарные исследования в Казахстане и Северном Прикаспии в связи с работами Комплексной экспедиции АН СССР по полезащитному лесоразведению. На Джаныбекском стационаре под его руководством велись экспериментальные работы Т. К. Гордеевой (1950—1959 гг.). В течение трех лет (1952—1954 гг.) проводились исследования на лиманах Саратовской и Уральской областей, где под его руководством работали З. С. Акимцева и Л. А. Манохина. В 1949—1951 гг. и 1953—1956 гг. И. В. консультировал геоботанические исследования БИН АН СССР и СОПС АН СССР в Калининградской и Ленинградской экспедициях, в которых начальником была Е. П. Матвеева.

В 1948—1950 гг. И. В. (по совместительству) заведовал кафедрой луговодства Московской сельскохозяйственной Академии им. К. А. Тимирязева. В 1956 г., после избрания И. В. действительным членом ВАСХНИЛ, он возглавил в ней секцию кормопроизводства.

С 1916 по 1972 г. И. В. со многими соавторами опубликованы 324 работы, исчисляющиеся тысячами страниц, которые приведены в списках трудов И. В. в его персоналиях к 70- и 80-летию со дня рождения.

Работы И. В. можно объединить в 7 основных направлений: кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР; кормовая оценка разных территорий и взаимодействие между почвой и растительностью; рациональное использование и организация пастбищ (обобщающая сводка «Пастбищеоборот»); создание культурных пастбищ и сенокосов и улучшение естественных кормовых угодий; лиманное орошение (сборник «Природа и кормовые особенности лиманов»); динамика роста и развития растений и организация зеленого конвейера; методика исследований кормовых угодий; обобщающие работы по разным вопросам лугопастбищного хозяйства, в том числе оригинальный учебник «Луговодство и пастбищное хозяйство», выдержавший три издания при жизни автора, а в 1975 г. вышло переработанное четвертое (совместно с П. П. Бегучевым, Т. А. Работновым и И. П. Леонтьевой).

Публикации И. В. до сих пор широко используются его учениками, соратниками и последователями. Будучи не только крупнейшим ученым, но и прекрасным педагогом, И. В. умел выявлять среди окружающих его исследователей наиболее талантливых и работоспособных, только официально он подготовил 55 кандидатов и 7 докторов наук, не считая многих других, пользовавшихся его консультациями, в которых он никому не отказывал.

С большим уважением относились к И. В. и за рубежом, где он неоднократно выступал с впечатляющими докладами о кормовых угодьях СССР: в Новой Зеландии (1956), ГДР (1958), Англии (1960), Швейцарии (1964), Финляндии (1966), ПНР (1967). В качестве туриста он посетил Югославию, Болгарию, Румынию, Австрию, встречаясь и там с учеными этих стран. Всюду, где работал и бывал И. В., его помнят, чтут и любят как педагога, ученого, организатора науки, наставника и сердечного обаятельного человека.

Полный список публикаций И. В. Ларина имеется в приводимых ниже статьях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Левина Ф. Я. Памяти Ивана Васильевича Ларина (10 VI 1889—4 V 1972) // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 931—936. — *Матвеева Е. П.* К 70-летию И. В. Ларина // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64, вып. 5. С. 163—164. — *Матвеева Е. П.* Иван Васильевич Ларин (к 80-летию со дня рождения) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1309—1315. — *Работнов Т. А.* К 70-летию Ивана Васильевича Ларина // Бот. журн. 1959. Т. 44, № 6. С. 883—896. — *Работнов Т. А.* Краткий очерк научной, педагогической и общественной деятельности И. В. Ларина // Биографо-библиографические материалы в связи с 80-летием со дня рождения. 1969. С. 9—22.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 X 1988.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 634.0

ПАМЯТИ С. А. ДЫРЕНКОВА

A. M. SEMYONOVA-TYAN-SHANSKAYA, V. I. PARFYONOV, V. N. FEDORCHUK, V. N. TIKHOMIROV, H. H. TRASS, L. P. RYSIN, O. G. CHERTOV, G. E. KOMIN, YU. N. NESHATAYEV, D. F. EFREMOV, V. N. VALYAYEV, A. A. KUCHKO, G. A. ELINA, A. E. VASSILYEV.
IN THE MEMORY OF S. A. DYRENKOV

10 XI 1988 г. трагически оборвалась жизнь видного ученого — ботаника, лесовода и эколога, доктора биологических наук, профессора Станислава Алексеевича Дыренкова.

С. А. Дыренков родился в 1937 г. в г. Ленинграде. В 1959 г. он с отличием окончил лесохозяйственный факультет Ленинградской лесотехнической академии и был принят на работу в Институт леса Карельского филиала АН СССР. В 1962 г. С. А. поступил в аспирантуру при Ленинградском НИИ лесного хозяйства (ЛенНИИЛХ); в 1966 г. он успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Биологические основы рационализации рубок главного пользования в ельниках бассейна реки Вычегды» под руководством профессора Н. Е. Декатова.

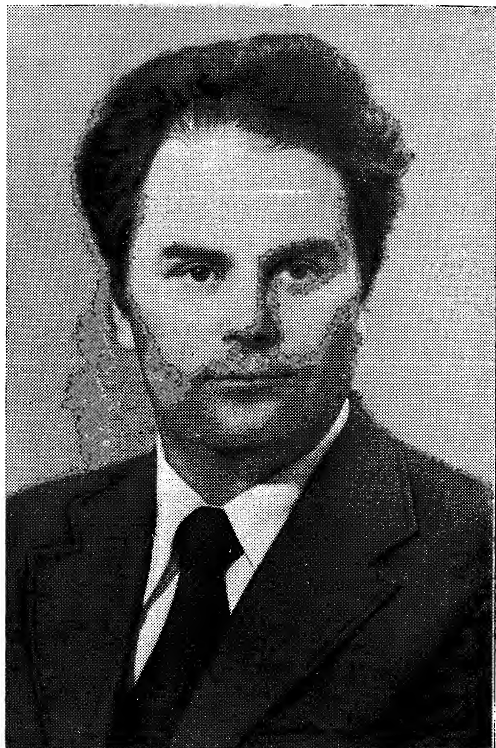
На протяжении 20 лет научная деятельность С. А. была связана с ЛенНИИЛХ, где он работал научным сотрудником, ученым секретарем, а с 1972 по 1982 г. — заведующим отделом (лабораторией) лесоводства и лесного почвоведения. В этот период С. А. активно работает над широким кругом проблем лесоведения и лесоводства, лесной геоботаники и биогеоценологии. В 1977 г. результаты своих исследований он обобщил в докторской диссертации «Структура и динамика ельников средней и южной тайги на европейском Севере».

В 1982 г. С. А. был избран по конкурсу заведующим кафедрой ботаники Ленинградского педагогического института им. А. И. Герцена. Здесь он, в частности, читал оригинально составленный им курс экологии. С 1987 г. до конца своей жизни С. А. работал заведующим Камчатским отделом природопользования Тихоокеанского института географии ДВО АН СССР.

Научные интересы С. А. были необычайно широки, а его эрудиция — поразительна. Он проводил исследования по различным вопросам лесоведения и лесоводства, экологии и биологии растений, экофизиологии и фитоценологии, популяционной и общей экологии, охраны естественной растительности, истории лесов, истории и состояния лесного хозяйства в нашей стране и за рубежом, применения количественных методов в лесоведении, геоботанике, экологии. По всем этим проблемам им было опубликовано более 200 работ.

Областью самых глубоких и давних интересов С. А. было изучение структуры и динамики еловых лесов. Результаты этих исследований полнее всего изложены в докторской диссертации и в книге «Структура и динамика таежных ельников» (Л., 1984), которая удостоена почетного диплома Московского общества испытателей природы. С. А. был разработан оригинальный методический подход, суть которого заключается в последовательном рассмотрении еловых лесов как биологических систем различного уровня организации: ценопопуляций—фитоценозов—биогеоценозов—экосистем более высокого ранга. С. А.

считал, что именно такой подход может обеспечить выявление условий оптимизации продуктивного процесса экосистем при сохранении их устойчивости. Им вскрыты ранее неизвестные механизмы индивидуальной и популяционной устойчивости ели (например, «эффект концентрации элементов питания» в хвое при резких изменениях экологических условий), показана связь и сопряженное действие механизмов устойчивости биологических систем разных уровней организации. Исследования на уровне ценопопуляции позволили ему установить ряд общих для таежных ельников закономерностей и выразить их в виде оригинальных математических моделей, основанных на анализе статистик рядов распределения числа деревьев элемента леса по ступеням толщины. В результате анализа своего и литературного материала С. А., в частности, подтвердил гипотезу, согласно которой в качестве универсальной математической модели такого распределения можно принять кривую Пирсона типа I. С. А. были рассмотрены все виды спонтанной и антропогенной динамики ельников (от возрастной динамики до гологенетических смен), вскрыты особенности структуры и динамики древостоев, основных типов леса в разных регионах европейского Севера. Он один из первых в нашей стране разработал классификацию типов возрастной структуры еловых древостоев, в которой учтены закономерности естественной динамики. Основываясь на данных о корреляции параметров ряда распределения числа стволов по диаметру и показателей текущего прироста для разных поколений, С. А. теоретически обосновал несколько вариантов выборочных рубок в еловых лесах Севера. Существенное практическое значение имеют его рекомендации по выбору способа рубки (Рубки главного пользования в ельниках средне- и южнотаежной подзон европейской части СССР. Л., 1973). Работа С. А. по изучению еловых лесов является важным вкладом в таежное лесоводство.



Другой областью, в которой С. А. работал наиболее плодотворно, была лесная типология. С. А. считал типологию специализированной отраслью общей экологии, составной частью классификации и прогнозирования поведения наземных экосистем. Он последовательно отстаивал положение о том, что только классификация экосистем (а не фитоценозов или экотопов) может наиболее успешно применяться при решении вопросов, связанных с рациональным использованием и преобразованием растительного покрова. С. А. Дыренков совместно с О. Г. Чертовым развивал идею Г. Ф. Морозова о единой системе единиц, которая должна по существу представлять собой иерархию типов экосистем разного ранга и размера. Важным является заключение С. А. о том, что система типологических таксонов должна согласовываться по своим ступеням с предполагаемым уровнем хозяйственных решений. При активном участии С. А. был разработан и сформулирован новый подход к лесотипологическим исследованиям, при котором принципиально отвергнут метод подбора «типичных» объектов для описания априорно или интуитивно выделенных типов леса;

выдвинуто требование к репрезентативности и массовости исходного эмпирического материала, на основании которого строится типологическая классификация (Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига, 1975). С. А. одним из первых применил количественные методы при типологических исследованиях и пропагандировал их использование. Совместно с другими сотрудниками ЛенНИИЛХ он разработал оригинальный «перекрестный метод» выделения основных единиц типологической классификации. Под руководством С. А. были начаты обширные типологические исследования в северо-западных областях РСФСР и в Пермской обл., которые последовательно проводились на биогеоценотической основе.

Большое внимание С. А. уделял теоретическому обоснованию и практической реализации предложений по охране и заповедыванию таежных экосистем, особенно по подбору эталонных участков тайги. Он был инициатором создания заказника «Вепсский лес», на базе которого предполагается организация государственного заповедника; был одним из инициаторов организации первых ландшафтных заказников на территории Ленинградской обл.

Оценивая путь С. А. как ученого, надо отметить, что с возрастом его интересы расширились от специфически лесоводственных проблем до общеэкологических. И это выглядит вполне закономерным, так как «экосистемное» мышление было для него чрезвычайно характерным. Имеется и еще одна черта С. А., которая, как и предыдущая, сближает его с Г. Ф. Морозовым: он очень гордился тем, что лесоводы по-прежнему играют существенную роль в развитии фундаментальных наук биологического и географического направлений, а также в разработке общеэкологических концепций природопользования.

С. А. вел активную научно-общественную и педагогическую деятельность. Он был членом трех проблемных советов АН СССР, трех специализированных и двух ученых советов, членом Учебной комиссии по экологическому образованию и воспитанию Министерства просвещения РСФСР. С. А. был одним из организаторов и руководителей секции лесной типологии Научного совета по проблемам леса АН СССР, членом Научно-технического совета Ленинградской организации Всесоюзного общества охраны природы. Он активно участвовал в деятельности Всесоюзного ботанического общества и Географического общества СССР, Московского общества испытателей природы.

С. А. вел большую работу по охране лесов и растительности в целом, являясь членом Секции охраны растительного мира Научного совета АН СССР «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира». Он активно участвовал в организации и составлении программы работ этой секции на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 1975).

Под руководством С. А. защищено 8 кандидатских диссертаций.

Основной целью своей общественной деятельности С. А. считал пропаганду подлинно научных основ ведения лесного хозяйства и природопользования в целом. Он даже своей смертью попытался преодолеть то граничащее с цинизмом равнодушие, которое столь сильно тормозит организацию экологических исследований. Последний год своей жизни С. А. провел на Камчатке, куда его пригласили для заведования Камчатским отделом природопользования Тихоокеанского института географии (КОП ТИГ) ДВО АН СССР и последующей организации на базе этого отдела Института региональной экологии. В ноябре 1988 г. ему сообщили решение о расчленении ядра будущего института, и Станислав Алексеевич покончил с собой, оставив вот это письмо:

> «ДВО АН СССР, Облисполком, Обком КПСС
>
> Мой последний аргумент в пользу сохранения КОП ТИГ в виде единой организации, способной стать Институтом региональной экологии.

Его «Конституция» — перспективный план развития — годится для Вас.

Берегите Камчатку, берегите Россию, берегите Жизнь. Бессилен больше Вам помогать.

С. Дыренков
10 XI 1988»

Трудно примириться с происшедшим. Нет сомнения, что этот шаг вызван не столько личным отчаянием, сколько является протестом против административного произвола.

Отличительные своеобразные черты личности С. А. позволяют характеризовать его как настоящего русского интеллигента. Интересы С. А. были очень широки и многообразны, но главным для него была наука. Он был требователен и принципиален тогда, когда речь шла о качестве работы и научной истине, в то же время он от души радовался и восхищался успехами своих коллег.

Радость от общения со Станиславом Алексеевичем будут всегда вспоминать те, кто его близко знал, с ним общался и работал.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ С. А. ДЫРЕНКОВА[1]

1966. К вопросу об устойчивости и роли елового тонкомера на концентрированных вырубках в среднетаежных ельниках // Сб. н.-и. раб. по лесн. хоз. Л.: ЛенНИИЛХ. Вып. X. С. 202—217.

Структура еловых древостоев в юго-западной части Вычегодско-Мезенской равнины // Бот. журн. Т. 51, № 8. С. 1149—1156.

1967. Возобновление ели на вырубках, разработанных костромским методом // Лесоведение. № 6. С. 52—62.

Возрастная структура и строение некоторых типов еловых лесов бассейна реки Вычегды / Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск. С. 73—80.

К изучению полиморфности хвои ели обыкновенной (*Picea abies* (L.) Karst.) в подзоне средней тайги // Сб. н.-и. раб. по лесн. хоз. Л.: ЛенНИИХЛ. Вып. XI. С. 103—117.

Состояние и рост тонкомера и подроста ели на концентрированных вырубках // Изв. вузов. Лесн. журн. № 1. С. 39—41.

1968. О смене сосны елью на Вепсовской возвышенности // Лесоведение. № 5. С. 12—23.

1969. Ельники Вепсовской возвышенности (структура и возобновление) // Сб. н.-и. раб. по лесн. хоз. Л.: ЛенНИИЛХ. Вып. XII. С. 103—122. (Совместно с Адашевской О. Р., Федорчуком В. Н.).

О закономерностях дифференциации деревьев по толщине и математических моделях древостоя элемента леса // ЭВМ и математические методы в лесном хозяйстве. Л.: ЛенНИИЛХ. С. 63—74.

О структуре древостоев девственных ельников на востоке европейской части среднетаежной подзоны // Изв. вузов. Лесн. журн. № 1. С. 43—47.

1970. Внешние признаки для определения возраста ели в восточно-европейской части средней тайги // Лесоведение. № 2. С. 98—101.

Количественная оценка степени сложности лесных фитоценозов // Бот. журн. Т. 55, № 6. С. 777—786.

Лесное хозяйство Австрии. М.: ЦБНТИлесхоз. 61 с. (Совместно с Писаренко А. И.)

[1] Список составлен С. Н. Савицкой, В. Н. Федорчуком.

1971. Возобновительная динамика относительно-разновозрастных древостоев ельников в ненарушенных лесных массивах // Тр. Петрозавод. лесн. опыт. станции. Вып. 1. Петрозаводск: Карелия. С. 159—174. (Совместно с Волковым А. Д.).

Выявление степени сходства структуры древостоев с применением теории множеств // Количественные методы анализа растительности. Рига. С. 83—86. (Совместно с Волковым А. Д.).

К вопросу о построении обобщенной математической модели структуры и динамики популяции вида-эдификатора древесно-растительного сообщества // Количественные методы анализа растительности. Рига. С. 78—83.

Некоторые общие закономерности и географические особенности структуры и динамики древостоев спонтанной тайги // Биологическая продуктивность ельников (Материалы I Всесоюз. совещ. *Picea*, 26—29 I). Тарту. С. 71—76.

Необходимость охраны девственных лесов европейского Севера // Вопросы охраны ботанических объектов. Л.: Наука. С. 212—214.

О классификации разновозрастных древостоев и «мере разновозрастности» // Эффективность использования лесных ресурсов и их восстановление в Западной Сибири. Новосибирск. С. 213—219.

Структура и динамика древостоев еловых лесов европейского Севера // Сб. н.-и. раб. по лесн. хоз. Л.: ЛенНИИЛХ. Вып. XIII. С. 106—120.

Типы местообитаний и серии лесных биогеоценозов центральной части Карельского перешейка // Исследования по лесному хозяйству. Псков: Псковское отд-ние Лениздата. С. 56—76.

1972. Исследование типов местообитаний и типов леса на северо-востоке Пермской области // Леса Урала и хозяйство в них. Вып. 7. Свердловск. С. 14—22. (Совместно с Канисевым Г. Н., Шергольд О. Э., Вороновой О. И.).

Типы еловых лесов на территории урочищ Колчимского Камня (Вишерское Предуралье) // Исследования по лесному хозяйству. ЛенНИИЛХ. Вып. XIV. Псков: Псковское отд-ние Лениздата. С. 179—207. (Совместно с Чертовым О. Г., Шергольд О. Э., Канисевым Г. Н.).

1973. Выделение заповедных участков с коренной растительностью на европейском Севере СССР // Эталонные участки природы тайги. Иркутск. С. 64—67.

Некоторые свойства и возрастная динамика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины // Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л.: ЛенНИИЛХ. С. 114—128.

Построение классификации лесных биогеоценозов на примере Карельского перешейка // Тр. Петрозавод. лесн. опыт. станции. Вып. 2. Петрозаводск: Карелия. С. 74—80. (Совместно с Чертовым О. Г.).

Рубки главного пользования в ельниках средне- и южно-таежной подзон европейской части СССР. Практические рекомендации по выбору способа и проведению рубок. Л.: ЛенНИИЛХ. 36 с. (Совместно с Шергольд О. Э.).

Типы леса, типы лесных массивов и лесорастительные районы как ступени географической классификации лесных экосистем // II Всесоюз. совещ. по лесн. типологии: Тез. докл. Красноярск. С. 107—110. (Совместно с Чертовым О. Г.).

1974. Модель и метод прогноза изменений с возрастом структуры древостоев элементов леса // Количественные методы анализа растительности. Материалы IV Всесоюз. совещ. Уфа. С. 194—200.

Опыт применения комбинированного метода выделения лесотипологических единиц в северной части Карельского перешейка // Экология. № 6. С. 49—57. (Совместно с Федорчуком В. Н., Чертовым О. Г., Мельницкой Г. Б., Рябининым Б. Н.).

Практические рекомендации по лесорастительному районированию с применением математических методов (на примере Ленинградской области). Л.: ЛенНИИЛХ. 70 с.

Применение дискриминантного анализа при определении принадлежности объекта к единицам лесотипологической классификации // Количественные методы анализа растительности. Материалы IV Всесоюз. совещ. Уфа. С. 120—123. (Совместно с Самусенко И. Ф.).

Структура древостоев южно-таежных плакорных ельников Среднего Прикамья // Исследования по организации и ведению лесного хозяйства в лесах Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ. Вып. 20. С. 88—107. (Совместно с Шергольд О. Э.).

Типы местообитаний коренных биогеоценозов лесного массива горы Колчимский Камень (Вишерское Предуралье) // Лесообразовательный процесс на Урале и в Зауралье. Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 93. С. 53—73. (Совместно с Канисевым Г. Н.).

1975. Выделение и распознавание типов леса. Методические указания. Л.: ЛенНИИЛХ. 55 с. (Совместно с Федорчуком В. Н.).

Лесная растительность заповедного участка «Вепсский лес» (восток Ленинградской области) // Бот. журн. Т. 60, № 3. С. 424—431. (Совместно с Федорчуком В. Н.).

Лесная типология в СССР и за рубежом // Лесоведение и лесоводство. Т. 1. Итоги науки и техники ВИНИТИ. М. С. 190—253. (Совместно с Чертовым О. Г.).

Лесоводство с позиции системного анализа // Лесоведение. № 6. С. 3—9.

Математические методы и ЭВМ в лесной типологии // Использование математических методов и ЭВМ в области лесной типологии. Рига: Зинатне. С. 25—71. (Совместно с Бушем К. К., Бушем Х. К.).

О рационализации рубок главного пользования в ельниках Железнодорожного лесхоза Коми АССР // Повышение продуктивности лесов Прикамья. Пермь. С. 83—89.

1976. Использование множественного регрессионного и факторного анализа при изучении и бонитировке лесных почв Ленинградской области // Материалы I Всесоюз. конф. «Применение математических методов и электронных машин в почвоведении» (Почвенный институт им. В. В. Докучаева). С. 76—78. (Совместно с Чертовым О. Г., Мельницкой Г. Б., Григорьевой С. О., Рябининым Б. Н.).

Лесорастительное районирование территории с применением математических методов (на примере Северо-Запада РСФСР) // XXIII Междунар. географ. конгр. Москва, 1976. Т. 12. Доп. М. С. 108—111.

О математическом обеспечении лесотипологических исследований // Материалы I Всесоюз. конф. «Применение математических методов и электронных машин в почвоведении» (Почвенный институт им. В. В. Докучаева). М. С. 127—129. (Совместно с Могилевером О. М., Самусенко И. Ф., Григорьевой С. О.).

Эффект концентрации элементов питания в хвое ели — один из механизмов устойчивости растений // Бот. журн. Т. 61, № 5. С. 611—620. (Совместно с Глатцелем Г.).

Mineralstoffernährung der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.): Konzentrationseffekt als Folge von Nadelverlüsten // Mitteil. des Vereins für Forstliche Standortskunde und Forstpflanzenzüchtung, Nr. 25. Stuttgart. S. 59—67. (Mit Glatzel G.)

1977. Биогеоценотические основы использования лесных ресурсов // Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука. С. 18—32. (Совместно с Бушем К. К.)

Определитель и схема типов леса для таежной зоны Пермской области. Практические рекомендации. Л.: ЛенНИИЛХ. 51 с. (Совместно с Шергольд О. Э., Канисевым Г. Н., Вороновой О. И., Жебряковым В. Н.).

Основы классификации хозяйств по лесорастительным условиям и уровню интенсивности // Новое в лесовыращивании. М.: Лесн. пром-сть. С. 5—43. (Совместно с Полянским Е. В.).

Охрана растительного мира на XII Международном ботаническом конгрессе (Ленинград, 3—10 июля 1975) // Бот. журн. Т. 62, № 12. С. 1792—1807. (Совместно с Колесниковым Б. П., Семеновой-Тян-Шанской А. М.).

Статистический подход к моделированию структуры и динамики древостоя // Оптимизация использования и воспроизводства лесов СССР. М.: Наука. С. 80—93.

1978. Ельники как стабилизирующий компонент таежного биома на европейском Севере // Тайга в глобальной экосистеме Земли. Материалы 8-го расшир. заседания Науч. совета СО АН СССР по комплексному освоению таежных территорий. Иркутск, 1977. С. 53—58.

Изменчивость некоторых морфологических признаков в гибридных популяциях ели *Picea abies* (L.) Karst.×*Picea obovata* Ledeb. на Вепсовской возвышенности // Бот. журн. Т. 63, № 2. С. 191—205.

Определитель и схема типов леса Ленинградской области. Метод. указания. Л.: ЛенНИИЛХ. 50 с. (Совместно с Федорчуком В. Н., Мельницкой Г. Б., Чертовым О. Г., Зотиковой Р. Г.).

Участки с абсолютно заповедным режимом (цель выделения, режим охраны, научная проблематика) // Растительный мир охраняемых территорий. Рига: Зинатне. С. 79—83.

1979. О работах А. А. Корчагина в области лесоведения // Бот. журн. Т. 64, № 1. С. 72—86.

1980. Вероятностное моделирование динамики разновозрастных древостоев // Экономико-математическое моделирование лесохозяйственных мероприятий. Сб. науч. тр. ЛенНИИЛХ. Л.: ЛенНИИЛХ. С. 113—126. (Совместно с Горовой Е. Н.).

Выделение лесных резерватов в системе лесного хозяйства // Бот. журн. Т. 65, № 1. С. 130—133.

Редкие лесные сообщества Ленинградской области, нуждающиеся в охране // Бот. журн. Т. 65, № 8. С. 1202—1208. (Совместно с Федорчуком В. Н., Мельницкой Г. Б.).

Система рубок в зеленых зонах крупных городов Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ. 36 с. (Совместно с Емельяновым Е. А., Крестьяшиной Л. В., Арно Г. И., Сенновым С. Н. и др.).

Relationship of productivity and persistence in spruce coenopopulation in taiga forests from Northern part of European Russia // Stability of spruce forest ecosystems. Internat. Symposium Okt. 29—Nov. 2, 1979, Brno, Czechoslovakia. Brno: Univ. of Agriculture, ČSSR. P. 281—285.

1981. Видовое разнообразие растительных сообществ коренных таежных ельников // Экология. № 2. С. 26—33. (Совместно с Федорчуком В. Н., Григорьевой С. О.).

Применение факторного анализа при изучении типов леса. Метод. рек. Л.: ЛенНИИЛХ. 35 с. (Совместно с Могилевером О. М., Григорьевой С. О.).

Резерват «Вепсский лес». Метод. указ. и каталог важнейших объектов. Л.: ЛенНИИЛХ. 83 с. (Совместно с Савицким С. С.).

Система рубок // Система рубок в лесах Северо-Запада РСФСР. Л.: ЛенНИИЛХ. С. 3—11. (Совместно со Столяровым Д. П., Сенновым С. Н.).

Тайга Аляски и ее исследование // Бот. журн. Т. 66, № 11. С. 1521—1530.

Урбанизированное лесоводство и охрана растительности // Экология и охрана растений Нечерноземной зоны РСФСР. Межвуз. сб. науч. тр. Иваново: Изд-во Иванов. ун-та. С. 59—64.

Structure and dynamics of the spruce forests in the Russian North // Structure and ecology of the temperate forest ecosystems. News of the Secretariate Picea III. Ed. by T. Frey. Tartu. P. 17—52.

1982. Основные функции заповедных территорий и их отражение в режиме

охраны лесных экосистем // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87, вып. 6. С. 105—114. (Совместно с Краснитским А. М.).

Продуктивность и устойчивость ценопопуляций ели в таежных лесах европейского Севера // Экология. № 2. С. 25—30.

Роль признаков растительности и местообитаний в лесной типологии // Лесоведение. № 4. С. 31—37.

Создание рациональной сети лесных резерватов в Ленинградской области // Проблемы организации и исследования охраняемых природных территорий: Тез. докл. Саласпилс. С. 57—60.

Сравнительный анализ луговых и степных экосистем, формирующихся при косимом и некосимом режимах заповедной охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 87, вып. 4. С. 102—110. (Совместно с Краснитским А. М.).

1983. Изменение лесных биогеоценозов под влиянием рекреационных нагрузок и возможности их регулирования // Рекреационное лесопользование в СССР. М.: Наука. С. 20—34.

Изучение динамики растительности в лесных резерватах // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние. С. 108—114.

Обоснование методики изучения динамики растительности в лесных резерватах // Изв. ВГО. Т. 115, вып. 4. С. 310—316.

1984. О создании общей системы лесорастительного районирования и классификации типов леса в СССР // Лесоведение. № 2. С. 28—35. (Совместно с Гельтманом В. С., Каразия С. П.).

Опыт применения методов математической статистики при выделении и исследовании типов леса // Лесоведение. № 2. С. 20—27.

Сеть резерватов для охраны растительных сообществ и природных экосистем Ленинградской области // Пути решения вопросов рационального использования и охраны природных ресурсов Ленинграда и Ленинградской области. Л.: ЗИН. С. 188—191.

Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. 174 с.

1985. Мелиорация и окружающая среда северо-западного Нечерноземья // Рациональное природопользование в условиях Севера. Изд. ГО СССР. С. 86—98. (Совместно с Белоцерковской О. А., Селиверстовым Ю. П.).

Теоретические и методические достижения лесной типологии в СССР и за рубежом // Современные проблемы лесной типологии. М.: Наука. С. 126—136.

1986. О принципах жесткой резервации территории // Бот. журн. Т. 71, № 3. С. 392—394.

О разных целях и опыте фитоценологических и биогеоценологических классификаций // Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев). М.: Изд-во МГУ. С. 10—20.

Содержание покоящихся жизнеспособных семян в почве старовозрастного коренного елового леса // Бот. журн. Т. 71, № 9. С. 1227—1230. (Совместно с Петровым В. В.).

1987. Крупномасштабные эксперименты и математическое моделирование при изучении динамики лесных массивов // Экспериментальное и математическое моделирование в изучении биогеоценозов лесов и болот: Тез. докл. М.: Наука. С. 213—215.

О трех аспектах современной экологии: гносеологическом, прагматическом и этическом // Методологические и методические вопросы экологического образования и воспитания. Межвуз. сб. науч. тр. Смоленск; Брянск. С. 5—14.

Разработка программы экологического мониторинга на территории Пинежского государственного заповедника // Флора и растительные ресурсы европейской части СССР. Архангельск: Изд-во ВГО АН СССР. С. 31—33. (Совместно с Захарченко В. И., Симачевой Е. В.).

Сравнительный эколого-систематический анализ семейства *Gentianaceae* Западного Кавказа и Швейцарских Альп // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92, вып. 3. С. 69—79. (Совместно с Жемадуковой Э. А.).

Comparative ecosystems analysis of *Gentianaceae* in the Western Caucasus and the Swiss Alps // Ber. Geobot. Ins. Zürich, 31. S. 114—127. (Zhemadukova E.).

В ПЕЧАТИ

Кадастровые описания географически замещающих типов леса // Региональные кадастры типов леса. М.: Наука.

Wälder in der europäischen Taiga mit *Picea abies*, im Kaukasus mit *Picea orientalis*, und in Tien-Shan mit *Picea schrenkiana*. In. Hg. Prof. Schmidt-Vogt.: «Die Fichte».

А. М. Семенова-Тян-Шанская, В. И. Парфенов, В. Н. Федорчук, В. Н. Тихомиров, Х. Х. Трасс, Л. П. Рысин, О. Г. Чертов, Г. Е. Комин, Ю. Н. Нешатаев, Д. Ф. Ефремов, В. Н Валяев, А. А. Кучко, Г. А. Елина, А. Е. Васильев.

Получено 16 I 1989.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 : 581.514.34

Растительный покров антропогенных местообитаний. Межвузовский сборник научных трудов / Отв. ред. В. В. Туганаев. — Ижевск: Изд-во Удмурт. ун-та, 1988. 194 с. Т. 500. Ц. 55 к.

L. G. NAUMOVA, F. M. KHANOV, Z. M. KHASANOVA. (*A REVIEW*). THE VEGETATION COVER OF ANTROPOGENOUS HABITATS. INTERCOLLEGE COLLECTION OF SCIENTIFIC ARTICLES. 1988

В последние годы кафедра ботаники Удмуртского государственного университета, возглавляемая В. В. Туганаевым, становится научным центром по изучению агрорастительности и прочих синантропных сообществ. Несколько лет назад был издан сборник «Материалы III Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии», в который вошли основные доклады участников Всесоюзного совещания, прошедшего в 1981 г. (см. рец. Наумова и др., 1985). Рецензируемый сборник отличается от ранее опубликованного более широкой тематикой: наряду с агрофитоценозами много внимания уделено рудеральной растительности, а также вторичным типам травяной растительности, пустошам и др.

Сборник содержит 17 статей. В кратком предисловии сформулированы задачи, которые ставили перед собой составители сборника. Далее помещена статья редактора сборника В. В. Туганаева «Эволюция состава и структуры агрофитоценозов» (с. 5—11), в которой содержится научное обобщение, ставшее возможным благодаря целенаправленному изучению, выполненному на материалах археологических коллекций семенного материала (где вместе с семенами культурных растений сохранились и семена сорняков). Туганаев перечисляет семь направлений эволюции состава и структуры агрофитоценозов (точнее, агрорастительности, так как изученный семенной материал представляет именно агрорастительность определенных районов). Первые четыре направления связаны с изменением видового и сортового состава культурных растений (появление новых высокопродуктивных сортов, вытеснение мелкосеменных форм крупносеменными, «выпадение» экономически нерентабельных культур, обогащение ассортимента культур за счет интродукции), пятое — с изменением структуры культурного блока агросообществ за счет перехода от смесей культур к моновидовым посевам, а два последних — с изменением состава сорных видов (общее снижение засоренности посевов, отбор устойчивых к влиянию агротехники и пестицидов форм). Заканчивая статью, автор пишет: «Общий обзор многовековой динамики агрофитоценозов показывает, что во все земледельческие периоды агрофитоценозы представляли собой сообщества с доминированием культурных растений, и сорняки были и остаются обязательным компонентом агрофитоценозов, причем состав сорных растений за многие тысячелетия претерпел изменения больше в количественном отношении, чем в качественном» (с. 10). С этим трудно не согласиться, хотя было бы полезно отразить в этой статье и некоторые новые тенденции в оценке роли сорных компонентов агрофитоценозов, так как в некоторых случаях при контролируемой численности они могут приносить больше пользы, чем вреда (не говоря уже об экологическом вреде увеличенных доз гербицидов).

В статье Ю. А. Злобина и В. М. Кохановского «Популяционная структура посева на примере гречихи» (с. 12—24) приводятся данные о дифференциации популяций разных сортов гречихи, причем составленные авторами спектры виталитетного состава популяций рассматриваются в аспекте оптимизации агроценопопуляций с целью выявления потенции увеличения урожая. Авторы использовали материал с десяти различных полей. Основной вывод заключается в том, что «структура популяций в пределах данного вида (гречиха) сравнительно мало зависит от сорта. Но она весьма четко отражает многие экологические и агротехнические факторы жизни сельскохозяйственных растений» (с. 23). Выполненная работа отличается новизной и дала интересные результаты. Можно согласиться с авторами в том, что эти исследования перспективны. «Качество ценотических популяций сельскохозяйственных растений, определяемое в течение вегетационного периода, может служить надежным средством экспресс-мониторинга за посевами и критерием эффективности применяемых технологических мер ухода за посевами» (с. 23).

В методической статье «Понятие „активность видов“ и его место среди методов изучения растительного покрова» (с. 25—36) Н. Г. Ильминских на примере изучения городской растительности показывает преимущества модифицированной им формулы величины активности видов, которая была предложена Л. И. Малышевым.

И. Ю. Усманов в статье «Дифференциация экологических ниш и минеральное питание растений в сообществах разных стадий сукцессии» (с. 36—45) сделал попытку оценить интервалы экологической пластичности по факторам, используемым в шкалах Л. Г. Раменского и В. Н. Цыганова, у видов ранних и поздних стадий сукцессии. Предложенная автором ранее схема редукции стратегий растений до двух признаков — эксплерентности и патиентности (виолентность рассматривается как сочетание этих свойств) — в приведенных примерах хорошо работает. «Дифференциация ниш при нарастающей конкуренции за минеральное питание в ходе сукцессии и, как следствие, снижение конкурентного подавления — не результат сужения «упаковки» потребностей, а следствие расширения способности использовать убывающие (в режиме случайных флуктуаций) ресурсы» (с. 41).

Статья Г. С. Розенберга «Некоторые задачи инженерной экологии» (с. 45—52) посвящена общим вопросам организации мониторинга, прогноза и управления антропогенными процессами в ландшафтах.

В статьях А. Р. Ишбирдина и Б. М. Миркина «Ординационно-классификационный анализ экологии рудеральных растений (с. 53—67) и Т. Н. Ульяновой и К. М. Рудакова «Ординационный анализ распределения сегетальной растительности советского Дальнего Востока» (с. 67—73) приведены результаты ординационного исследования экологии видов рудеральной и сегетальной растительности. Не останавливаясь на них подробно, отметим, что простота сбора и обработки данных (используется одно—трех-факторный дисперсионный анализ) дает наглядные результаты, позволяющие количественно сопоставлять реакцию синантропных видов на использование, климат, ценотическое влияние культуры. Вполне закономерен вывод авторов о совпадении результатов ординации и классификации растительности по Браун-Бланке, так как в основе флористической классификации Браун-Бланке применительно к синантропной растительности лежат принципы экологической сукцессии и отражения составом растительности условий местообитаний.

Л. М. Абрамова в статье «О сегетальной флоре Башкирского Предуралья» (с. 73—78) проанализировала систематический и биоморфологический состав этой флоры и, сравнив его с сегетальными флорами соседних регионов, показала, что с усилением континентальности климата с запада на восток число сегетальных видов в целом резко снижается.

Статья Т. Б. Киреевой «Сезонная динамика и флуктуации агрофитоценозов»

(с. 78—94) содержит большой и тщательно собранный и обработанный фактический материал, показывающий тенденции сезонной и разногодичной динамики состава сегетальных видов. Хорошо обоснован основной вывод: «численность и состав популяций сорняков подвержены непрерывным сезонным изменениям и флуктуациям, определяемым различными факторами. Взрывной характер появления всходов, наступление генеративной фазы в зависимости от погодных условий, разнообразие возрастного спектра обеспечивают более полное использование пространства, а следовательно, высокую приспособленность и устойчивость сорняков, являющихся эксплерентами» (с. 88).

А. Н. Пузырев в статье «О классификации адвентивных растений (с. 94—102) дал содержательный и полный обзор работ о различных подходах к классификации адвентивных растений. Проанализировав литературу, автор свел все разнообразие терминов к ограниченному числу четко определенных понятий. По способу иммиграции он предлагает различать ксенофиты, эргазиофиты и ксено-эргазиофиты, а по степени натурализации — агриофиты, эпекофиты и эфемерофиты. Рецензенты отмечают большую (даже чрезмерную) скромность автора, не цитирующего в библиографическом списке своих публикаций, которые внесли немалый вклад в изучение адвентивных растений (особенно «мерцающих» видов эфемерофитов, которые в числе 183 были зарегистрированы в Удмуртии).

Статья Л. Р. Семеновой «Фитоценозы бессменно возделываемых картофельных участков» (с. 102—105) уступает по уровню остальным статьям сборника, в ней полностью отсутствует табличный материал и, кроме того, вряд ли оправдано выделение ассоциаций по доминантам для агрофитоценозов, для которых, как хорошо показано в статье Киреевой, характерна флуктуационная динамика обилия видов.

М. Вит. Марков («Малолетние растения — компоненты фитоценозов каменистой степи Татарии», с. 105—121) показывает роль малолетников в составе открытых сообществ каменистых степей, сохранившихся в сильно освоенных районах Татарии. В составе малолетников выявлена «пестрая смесь» монокарпиков с различными стратегиями жизни.

В. И. Василевич в статье «Боровые пустоши Северо-Запада РСФСР, их динамика и положение в классификации растительности» (с. 121—130) описывает две ассоциации пустошных лугов из класса Sedo-Scleranthetea Br.-Bl. 1955. Ассоциации названы Hieracietum pilosellae и Helichryso-Hypochoetorum, но номенклатурные типы не указаны и, кроме класса, не установлены другие синтаксономические ранги, ассоциации рассмотрены в составе формации Hieracietea pilosellae.

Две статьи написаны П. Л. Горчаковским и А. В. Абрамчук — «Антропогенная трансформация лугов и проблема охраны генетических ресурсов их флоры» (с. 130—144) и «Восстановление потенциальной продуктивности деградированных суходольных лугов» (с. 144—166) (во второй статье первым автором указана Абрамчук). В особенности интересна первая статья, в которой наряду с обсуждением конкретных данных для лесостепного Зауралья рассматриваются общетеоретические аспекты оптимизации растительности, мониторинга и прогноза. Рассмотрены также закономерности деградации лугов (увеличение числа и количественной представленности синантропных видов). Во второй статье показана возможность ускорения демутации при использовании минеральных удобрений.

Сборник завершают статьи С. И. Зарубина «К анализу устойчивости и ценотической роли доминантов травянистых сообществ» (с. 166—176) и В. А. Тычинина и С. К. Куликовой «К флоре базидиальных макромицетов г. Ижевска» (с. 176—179).

Безусловно, ученые Удмуртского государственного университета, опубликовав этот межвузовский сборник, внесли заметный вклад в изучение синантропной растительности СССР.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Наумова Л. Г., Ханов Ф. М., Хасанова З. М. (*Рецензия*). Материалы III Всесоюзного совещания по проблемам агрофитоценологии и агробиогеоценологии // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 10. С. 1431—1434.

Л. Г. Наумова, Ф. М. Ханов, З. М. Хасанова.

Башкирский государственный педагогический институт, Уфа.

Получено 24 X 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.5 : 581.524.44

Бот. журн., 1989, т. 74, № 8

Community Ecology / Eds J. Diamond, T. J. Case. — Harper and Row, Publishers, New York etc. 1986. 665 p. **(Экология сообществ / Ред. Дж. Диамонд, Т. Дж. Кейс. 1986)**

B. M. MIRKIN, L. G. NAUMOVA. (*A REVIEW*). COMMUNITY ECOLOGY. EDITED BY J. DIAMOND, T. J. CASE. 1986.

В последние годы увидели свет несколько крупных сводок по экологии (McIntosh, 1985; Begon et al., 1986; Community . . ., 1986). В этом проявилась насущная потребность синтеза знаний по экологии и выработки концепций, которые могли бы объединить экологов, исследующих самые разные объекты. Рецензируемая монография является, безусловно, одним из лучших вариантов такого синтеза, причем сообщество авторами понимается очень широко — как совокупность популяций нескольких или всех видов в пределах местообитания или региона. В написании книги приняли участие 35 авторитетных специалистов по различным областям экологии. Подавляющая часть авторов из США, кроме них — ученые из Великобритании, Канады, Австралии и Панамы. Такой подбор авторского коллектива во многом объясняет и круг обсуждаемых проблем.

В книге 6 разделов и 30 глав. Учитывая интересы читателей «Ботанического журнала» и, разумеется, научную специализацию рецензентов, в этой рецензии будет дан обзор лишь тех глав, где специально рассматриваются вопросы экологии растений. При необходимости мы будем кратко резюмировать и вводные главы каждой из частей, в которых излагаются общие принципы.

Часть I «Экспериментальные методы в экологии» включает очень интересную для любого экспериментатора главу «Обобщение: лабораторный, полевой и естественный эксперимент» (J. Diamond), в которой очень четко определены различные варианты и возможности разных экспериментов. В особенности интересным является четкое подразделение естественных экспериментов (т. е. проводимых в условиях более или менее естественных сообществ) на эксперименты с однократным учетом (буквально — фотографирующие, snapshot), когда изучается результат действия фактора, и при постоянных наблюдениях (буквально — траекторные, trajectory). Интересные вопросы о факторах, регулирующих динамику популяций пустынных растений, излагаются в главе «Экспериментальная экология сообществ: система пустынных семеноядных (granivore)» (J. H. Brown et al.), в которой показана сложность прогноза поведения популяций растений, на возобновление которой влияют грызуны, муравьи и птицы. Поочередное исключение разных групп семеноядных фитофагов показало, что в любом случае эффект усложняется конкуренцией между популяциями растений (поедание крупных семян дает преимущества растениям

с мелкими семенами), кроме того, на процесс влияют паразитические грибы и т. д.

Часть II «Внедрение и исчезновение видов» включает одну интересную для ботаников главу, написанную А. Н. Knoll, — «Закономерности изменения растительных сообществ в геологическое время». Автор синтезировал данные о 391 ископаемой флоре в период от позднего силура до плиоцена (т. е. с 410 до 1.6 млн. лет). Открыв статью эпиграфом из работы А. Красилова (Krassilov, 1975; [1] эту работу сам автор и его коллеги оценивают очень высоко), — «палеоэколог — это неудачливый эколог», — автор обсуждает экологический аспект флоры как основного источника палеоэкологической информации. Реалистически оценив роль искажающих факторов (неполнота сохранения остатков, принос фоссилий извне), он тем не менее считает, что без особого риска такую палеофлору можно рассматривать как показатель гамма-разнообразия в понимании R. Whittaker (1975), т. е. совокупность видов ландшафта.

Проследив возрастание числа видов от 1—5 до 60—80, автор показывает смену таксономического спектра флор в геологической шкале истории растительности планеты. Разумеется, особой новизны в том, что происходила смена плаунов и птеридоспермов хвощами, настоящими папоротниками и различными голосеменными, а затем и покрытосеменными, нет, но автором эти смены очень четко проиллюстрированы как общей диаграммой изменения таксономического спектра, так и графиками для каждой систематической группы.

Возрастание видового богатства в период господства покрытосеменных автор связывает с совершенствованием системы опыления и особенно распространения семян, что создавало благоприятные предпосылки для формирования многовидовых сообществ.

Часть III «Пространство и время» содержит едва ли не наиболее интересную для фитоценологов главу «Проблемы, поставленные рассеянным и пятнистым распределением в богатовидовых растительных сообществах» (P. J. Grubb). Свою статью Grubb начинает с краткого аннотирования предложенной им ранее системы из четырех типов пространства ниш, среди которых он различает ниши местообитаний, ниши жизненных форм, фенологические и регенерационные ниши. Что касается трех первых типов, то они вполне могут быть объединены в многомерной модели ниши, так как отношение к микровариации условий среды, вариация растений по высоте или типу корневой системы и феноритмика являются осями этой системы или коррелируют с одной из осей (высота растений — с обеспечением светом). Понятие регенерационной ниши является в принципе новым и очень важным для понимания сущности сообщества, так как вид во взрослом состоянии, конечно же, имеет более широкую нишу, чем условия, в которых он может возобновиться. И именно, как подчеркивает Grubb, регенерационные ниши (т. е. особенности условий возобновления) в первую очередь объясняют видовое богатство растительных сообществ.

Далее рассматриваются результаты изучения сухих лугов на карбонатных почвах (chalk grassland), в которых четко различаются две группы видов — рассеянные более или менее равномерно многолетники и одно- и двулетники, формирующие пятна различного размера. Стационарное наблюдение за обилием первой группы видов позволяет видеть стабильность их участия в сообществе (используются кривые доминирования по Whittaker). Малолетники, напротив, постоянно меняют свое обилие подобно плывущим облакам. Первая группа видов названа формирующими основу (matrix-forming). Они сосуществуют благодаря конкуренции, причем менее обильные виды не выпадают потому, что выпас периодически подавляет более обильные виды, которые теряют «капитал» пластических веществ и осветляют полог для нормального развития менее

[1] Цитируемые авторами монографии работы в библиографию к рецензии не включены.

обильных видов. Взаимодействие при этом происходит не между всеми видами в сообществе, а по преимуществу между доминантами и малообильными видами.

Вторая группа видов «промежуточные» (interstices) развивается в условиях постоянно возникающих нарушений в сообществе, масштабы которых (их называют окнами, gaps) невелики — от 1 до 10 см^2. Анализируя природу этой группы, Grubb показывает, что механизмы зависимости численности от плотности действуют крайне редко и численность определяется количеством семян, опавших с цветущих особей или находящихся в почве, способностью проростков к выживанию. Мала роль не только внутривидовых, но также и межвидовых отношений.

Оценивая в целом роль дифференциации ниш для поддержания структуры и флористического состава сообщества, Grubb допускает, что в результате повторяющихся нарушений (что и имеет место при достаточно интенсивно используемых пастбищах) ниши разных видов могут быть перекрыты и даже совпадать. Существование двух групп видов известно и для многих других типов растительности, кроме того, Grubb сопоставляет полученные выводы с результатами исследований экологов-зоологов, которые публикуются в этой части книги.

В ряде более ранних публикаций (Grubb et al., 1982; Grubb, 1984) Grubb обрушивал критику на работы J. Grime (1977, 1979), рассматривающего все разнообразие поведенческих реакций видов в поле треугольника с основными типами стратегий: К (конкуренты, виоленты), R (рудералы, эксплеренты), S (стресс-толеранты, патиенты). Характеристика этой системы неоднократно предпринималась на страницах советской печати (см., например, Миркин, 1985). Следует отметить, что дискуссия носит во многом надуманный характер и данные Grubb не противоречат этой системе. «Промежуточные» виды — малолетники со слабой зависимостью численности от плотности — это типичные R-стратеги, а основные виды — представители иных типов стратегий (в данном случае — вторичного типа KRS). Таким образом, принципиальной новизны и каких-либо серьезных противоречий во взглядах Grubb и Grime нет, так как Grime также обсуждает как вариант стратегии — возобновление в «дырах», которое реализуется в первую очередь видами с достаточно выраженным свойством R.

В части IV «Равновесные и неравновесные сообщества» ботанические вопросы обсуждаются сразу в трех главах. M. B. Davis («Нестабильность климата, временной лаг и неравновесность сообществ») обсуждает инерционность (лаг) сообществ при изменении климатических условий и показывает несравненно больший лаг растительных сообществ по сравнению с животными компонентами экосистем. Прерии, естественно, быстрее реагируют на изменения климата, чем леса. Приводятся примеры изменений сообществ в различных масштабах — сотен тысяч лет (в четвертичный период), тысяч лет (в позднем голоцене), столетий (в период после последнего оледенения), десятилетий (в период современного потепления климата). Широко обсуждаются палеоботанические данные и, в частности, опровергается положение об обусловленности высокого видового разнообразия тропических лесов стабильностью климата.

T. R. van Devender («Климатические каденации состава сообществ пустыни Чиауау: учеты позднеплейстоценового помета лесной крысы») приводит оригинальные данные о динамике (ксерофитизации) растительности пустыни по растительным остаткам, которые сохранились в фекалиях грызуна Neotoma. Сосново-можжевеловые редколесья с дубом существовали в пустыне еще 30 тыс. лет тому назад.

S. P. Hubbell и R. B. Foster в главе «Биология, случайность и история структуры древесных сообществ тропических дождевых лесов» показывают крайне слабую выраженность специализации и соответственно дифференциации ниш у сообществ тропических лесов. Высокое видовое богатство в этом случае фор-

мируется в результате стохастических процессов выпадения отдельных деревьев и восстановления образующихся «дыр». Иронично автор называет закон Гаузе «аксиомой» (подчеркивая несогласие с Гаузе кавычками) и допускает нерасхождение видов из одной ниши . . . сотни поколений. Это, кстати, совпадает с представлениями о слабости дифференциации ниш в работах В. И. Василевича (1979, 1983 и др.). Стабильность сообществ столь высокого видового богатства повышается и за счет генетической гетерогенности популяций, снижающей уровень внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Обсуждая основной вопрос раздела о равновесности и неравновесности в сообществах, авторы говорят о том, что равновесность всего фитоценоза достигается за счет неравновесности популяций.

В части V «Факторы, формирующие сообщества» помещены две главы ботанического содержания. D. Tilman в главе «Эволюция и дифференциация в сообществах наземных растений: роль градиента почвенные ресурсы/свет» высказывает весьма оригинальную точку зрения на роль комплексного градиента, объединяющего отношение видов к свету (конкуренция в надземной части) и к почвенному богатству (конкуренция в подземной части). В масштабе региональных пространственных закономерностей распределения растений, истории царства растений, эволюции и сукцессий растительности он усматривает общую тенденцию смены видов, отличающихся высокой требовательностью к свету и не требовательных к почвенному богатству, видами, нетребовательными к свету и, напротив, нуждающимися в большом количестве почвенных ресурсов. Эти две полярные группы видов он считает более приемлемыми, чем, например, популярные у экологов группы, сформированные под влиянием R- и K-отбора. Даже начальные и конечные виды первичной сукцессии он предлагает именовать именно по их отношению к комплексному градиенту света и почвенных ресурсов. С этих же позиций анализируются результаты экспериментов с удобрениями, включая и знаменитые ротамстедские опыты по длительному удобрению лугов.

На основе известного уравнения конкуренции Лотка-Вольтерра (кстати, признаваемого большинством авторов весьма далеким от реальных процессов отношений видов) Tilman строит модель одновременной конкуренции за оба фактора.

Подход Tilman представляется интересным, но чрезмерно обобщенным и упрощающим реальные отношения между растениями разных стадий сукцессии, не говоря уже об эволюции растений на стадиях цианобактерий, одноклеточных и многоклеточных зеленых водорослей и т. д. Этот подход выпадает из общего плюралистического подхода коллектива авторов книги, которые выступают против сведения большого разнообразия разнородных явлений к единой модели. В модели Tilman полностью игнорируется действие климата. Кроме того, само понятие «почвенных ресурсов» (включающих и воду, и элементы минерального питания, и ингибиторы, подобные токсичным солям) не кажется реалистическим.

Интересные и во многом противоречащие положениям, сформулированным при характеристике особенностей тропических лесов, мысли высказывает M. L. Cody в главе «Структурные ниши в растительных сообществах». Он рассматривает роль дифференциации жизненных форм в пустыне Мохаве и в Южно-Африканском финбоше. В обоих случаях отмечается далекое от случайного распределение видов в сообществах и тенденция к сообитанию определенных соседей, что объясняется именно феноменом дифференциации структурных ниш, т. е. различиями строения надземной и подземной частей растений. В пустынных сообществах подробно анализируются (с приведением превосходных рисунков) типы жизненных форм у цилиндрических и колонновидных кактусов и опунций в сообществах финбоша — вариация строения листьев у склерофильных кустарников (в особенности из рода *Protea*), причем показываются

биофизические различия листьев разных видов, различающихся по режиму фотосинтеза и транспирации. Подчеркивается возможность дифференциации структурных ниш за счет полового диморфизма (на примере *Leucadendron*). Заканчивая статью, автор подчеркивает, что детальный анализ структурных ниш, видимо, может быть полезным и для объяснения высокого видового богатства тропических лесов, где в уже обсуждавшейся статье подчеркивалась невыраженность дифференциации ниш у растений. Не отвергается и возможность коадаптации видов растений.

Последняя, заключающая монографию часть «Типы сообществ» не содержит специальных глав, посвященных наземным растительным сообществам, рассмотренным в вводной главе «Обобщение: типы экологических сообществ — экология становится плюралистичной» как один из многочисленных вариантов сообществ, каждый из которых характеризуется как группа сообитающих видов, сходных по особенностям функции и отношению к среде.

Для специалистов, изучающих морские водоросли, может быть интересной статья J. Lubchenko «Сравнительная роль конкуренции и хищничества: ранняя колонизация морских водорослей в Новой Англии». В строго продуманной системе вариантов, где ограничивалось влияние фитофагов, волн и конкуренции, анализировались два варианта сообществ из кратко живущих эфемеров (*Ulva*, *Enteromorpha*, *Porphyra*) и многолетних водорослей (*Fucus*, *Ascophyllum*). Выводы подтвердили общеэкологическую концепцию, что роль трофических взаимодействий уменьшается при увеличении размера особи. Многолетние водоросли испытывали меньшее влияние фитофагов и волн, и в их сообществах постоянно отмечался режим напряженной конкуренции. У эфемерных водорослей, напротив, влияние фитофагов (в особенности Littorina littorea) и волн часто оказывалось столь сильным, что сообщества изреживались и конкуренция была очень слабой и периодической.

Большой интерес для ботаников, интересующихся общими вопросами экологии, представляют, конечно, и прочие «неботанические» главы. Достоинством книги являются параллели, которые проводят авторы, анализирующие одни и те же феномены на различных объектах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевич В. И. Почему существуют многовидовые растительные сообщества // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 3. С. 341—350. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 246 с. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Begon M.*, *Harper J. L.*, *Townsend C. R.* Ecology. Individuals, populations and communities. Oxford etc.: Blackwell Scientific Publ., 1986. 875 p. — *Community*. Ecology, pattern and processes / Eds J. Kikkawa, D. J. Anderson. Melbourne etc.: Blackwell Sci. Publ. 1986. 432 p. — *McIntosh R. P.* The background of ecology. Concept and theory. Cambridge etc.: Cambridge Univ. Press, 1985. 383 p.

Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова.

Башкирский государственный университет,
Башкирский государственный педагогический институт,
Уфа.

Получено 5 IX 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(574) Бот. журн., 1989, т. 74, № 8

П. Л. Горчаковский. Лесные оазисы Казахского мелкосопочника. — М.: Наука, 1987. 158 с. Т. 1000. Ц. 1 р. 70 к.

I. I. ROLDUGIN. *P. L. GORCHAKOVSKY.* FOREST OASES OF THE KAZAKH SMALL-HILLS TERRITORY. 1987

Работа посвящена в основном сосновым лесам, разбросанным в виде островков-оазисов на возвышенностях среди равнинных степей Центрального Казахстана. По своей природе эти леса уникальны и представляют собой интересный объект ботанико-географических и экологических исследований. В этих своеобразных сообществах создаются условия для сохранения целого ряда бореальных видов растений, находящихся в значительном удалении от их основного ареала. Однако усиление хозяйственной деятельности оказывает значительное отрицательное воздействие на их оздоровительные, климатоулучшающие и почвозащитные свойства. В целом создается опасность серьезных нарушений экологической стабильности, обеднения генетических ресурсов флоры, что может привести к нежелательным последствиям. В связи с этим автором было проведено подробное изучение состояния и закономерностей распределения растительности Казахского мелкосопочника с целью выявления бореальных реликтов и синантропных видов, а также стадий и степени деградации лесных экосистем.

В 1-й главе рассматриваются общие проблемы изучения и оценки антропогенных изменений растительности. В ряде случаев при чрезмерных нагрузках вымирают отдельные виды растений, происходит общее обеднение флоры, упрощается структура, снижаются сомкнутость и продуктивность растительного покрова. В результате деградации на месте ценных растительных сообществ возникают бесплодные антропогенные пустыри. Для задержания или приостановки этих нежелательных явлений необходима организация службы мониторинга. В работе рассматриваются вопросы «активной» и «пассивной» дистанционной индикации антропогенных изменений растительности и их прогнозирования. Особенно уязвимыми оказываются эндемичные виды, реликты и некоторые полезные растения. Для своевременного принятия мер по спасению некоторых редких и исчезающих видов автором были организованы специальные наблюдения, в частности за популяциями ряда эндемичных астрагалов.

В заключительной части главы автор подчеркивает, что в настоящее время назрела необходимость взять под контроль процесс деградации растительности, используя для этого глобальную и региональную службу ботанического мониторинга.

Во 2-й главе приводятся краткие сведения о природных условиях изученного региона. Отмечается, что преимущественное произрастание сосны в гранитных низкогорьях в необычных для нее азональных условиях определяется прежде всего свойствами субстрата: расслоенностью, трещиноватостью гранитов, зернистой структурой с легким механическим составом, выветриванием, слабой минерализацией, конденсацией атмосферной влаги и т. д.

В 3-й главе рассматривается история островных боров в плейстоцене и голоцене. Приводятся гипотезы А. Я. Гордягина, И. М. Крашенинникова и других о том, что островные боры Казахстана в прошлом составляли единый массив, сливавшийся с зональной тайгой и Алтаем. В настоящее время они являются реликтовыми. Под влиянием хозяйственной деятельности небольшие островки этих боров исчезли или сильно сократили площадь, или же превратились в редколесья. Неизбежное следствие сокращения лесостепи — деградация почвы и аридизация климата.

В 4-й главе автор приводит характеристику двух основных групп островных боров Казахского мелкосопочника: Кокчетавской и Баянаульско-Каркаралинской. Выделение растительных ассоциаций по доминирующим видам сопряжено со значительными затруднениями, поскольку большинство из них имеет широкую экологическую амплитуду и может встречаться в разных ассоциациях. Поэтому наряду с доминантным подходом использован и метод индикаторных видов. В Кокчетавской группе выделены следующие сосняки на гранитных низкогорьях: 1) каменисто-скальный, 2) каменисто-лишайниковый, 3) каменисто-мшистый, 4) мшисто-травяной, 5) долинно-террасный. На холмогорьях, сложенных метаморфическими породами, встречаются три основные ассоциации сосняков: 1) разнотравный, 2) разнотравно-перловниково-коротконожковый, 3) вязолистнолабазниковый. На рис. 12 последняя ассоциация почему-то указана как сосняк «лабазниковый». По периферии лесных массивов, на контакте со степью встречаются деградированные остепненные сосняки (с. пустынноовсецовый, с. типчаковый), сформировавшиеся на месте разнотравных.

Среди лесных оазисов Баянаульско-Каркаралинской группы на гранитах и продуктах их распада выделены следующие типы коренных сосновых лесов и редколесий: 1) редколесье на матрацевидных плитах, 2) сосняк каменисто-скальный, 3) сосняк каменисто-лишайниковый, 4) сосняк кустарниковый. Каждый из них под воздействием антропогенных факторов сменяется производными растительными сообществами: 1) скальные пустыри с рудеральной растительностью, 2) сосновое редколесье каменисто-скальное, 3) полынно-типчаковая степь с *Caragana pumila*, 4) типчаково-таволговая степь. Исследования показывают, что в результате антропогенных смен проявляется нарастающее обезлесение: происходит замена сосновых редколесий пустырями, а сосновых лесов — редколесьями, полынно-типчаковыми и кустарниковыми степями.

Автором приводятся сведения об уникальных коренных аридно-петрофитных сосновых редколесьях и характере возникших производных или вторичных сообществ. Проводится сопоставление лесных оазисов Кокчетавской и Баянаульско-Каркаралинской группы по фитоценотическим особенностям. Выявлены стадии, характер и закономерности формирующихся сообществ в зависимости от местообитаний и географического положения. Связующим звеном здесь выступают группы ассоциаций каменисто-скальных сосняков, но и они считаются географически замещающими. При антропогенной деградации восстановление этих сосняков происходит несколько по-иному.

В 5-й главе рассматриваются сфагновые болота и заболоченные леса. Проводится их классификация. По заключению автора, эти болотные массивы служат убежищем целому ряду редких видов растений. Отдельно описываются уникальные урочища «Черничный лог» в Сандыктавском лесном массиве и сфагновое болото в Каркаралинском лесном массиве.

В 6-й главе описываются реликтовые черноольховники, спорадически разбросанные по территории Казахского мелкосопочника. Для всех выделенных ассоциаций приводится краткая характеристика почвенных разрезов, структура древесного, кустарникового, травяного и мохового покрова. Отдельно рассматривается антропогенная деградация черноольховников по трем рядам и трем стадиям. Приводятся флористический состав травяного покрова и обилие видов по выделенным ассоциациям.

В 7-й главе рассматриваются реликты по флоре островных боров. Приводится список мхов и сосудистых растений (110 видов) — бореальных реликтов, анализируется их приуроченность к характерным местам обитания (концентрация, убежища, экология), выделяются ботанико-географические, ценотические и генетические группы растений.

В заключительной 8-й главе обсуждаются вопросы, связанные с организацией и природными особенностями Баянаульского национального парка — первого учреждения такого рода в Казахстане. Для правильного распределе-

ния рекреационных нагрузок проводится функциональное зонирование: выделяются эталонные участки растительности как контроль на фоне все усиливающейся антропогенной деградации. Также необходима охрана генетических ресурсов растительного мира Баянаульского горнолесного массива. Приводится полный список сосудистых растений Баянаульских низкогорий. В результате проведенных исследований предлагается целый ряд растений (117 видов), нуждающихся в экстренной охране.

Книга легко читается, имеет большое научно-познавательное и практическое значение в деле охраны природы. Она является своего рода настольным руководством по исследованиям антропогенного влияния на лесные экосистемы.

И. И. Ролдугин.

Институт ботаники АН КазССР,
Алма-Ата.

Получено 22 III 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.48 : 582.542.1

Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

Т. Б. Батыгина. Хлебное зерно. Атлас. — Л.: Наука, 1987. 102 с., илл. Т. 4200. Ц. 2 р.

A. E. VASSILYEV. *T. B. BATYGINA*. THE GRAIN OF CEREALS. ATLAS. 1987

Составление научных атласов традиционно для морфологических дисциплин. Наглядность составляет их преимущество перед другими изданиями. Рисунок (или фотография) — язык морфолога — занимает в атласах ведущее место. Однако научный атлас — это не просто собрание иллюстраций. В нем они должны органически сочетаться с пояснительным текстом. Обычно лаконичный текст тем не менее несет существенную функциональную нагрузку, поясняя иллюстративный материал, освещая в краткой форме современное состояние проблемы и истолковывая специальные понятия и термины.

Идея издания атласа «Хлебное зерно» уже много лет тому назад выдвигалась П. А. Барановым, но, к сожалению, по ряду причин не была осуществлена. Сейчас она реализована Т. Б. Батыгиной. Как определяет свою задачу автор? «В связи с тем, — пишет автор во „Введении“ (с. 6), — что все процессы, происходящие в цветке, конечным результатом которых является образование хлебных зерен, сложны и многообразны, пришлось проиллюстрировать их большим числом рисунков и фотографий, составляющих „Атлас“, в котором нашла отражение эмбриология некоторых хлебных злаков. . . Методические сложности и большой круг вопросов, а также появление новых открытий и запросов практики потребовали создания „Атласа“». Из этой несколько своеобразной формулировки целей и задач предлагаемой читателю работы («Хлебное зерно». — *А. В.*) можно все же понять, что она посвящена эмбриологии некоторых хлебных злаков. К сожалению, как мы покажем далее, сам «конечный результат» происходящих в цветке «сложных и многообразных процессов» — хлебное зерно — остался практически неосвещенным.

Атлас состоит из 127 сводных таблиц рисунков и 102 страниц текста. При этом текст, хотя и содержит ссылки на рисунки, все же представляет собой не связанную органически с иллюстрациями часть книги, а самостоятельный раздел, в определенной своей части вообще не имеющий к «Атласу» никакого отношения. Кроме «Введения» и списка литературы текст состоит из 13 глав.

Прежде чем перейти к рассмотрению этих глав, остановимся на тех общих особенностях структуры и содержания «Атласа», которые, к сожалению, очень обесценивают книгу. Один из основных недостатков «Атласа» состоит в том, что суть большинства иллюстраций в нем во многих случаях не поясняется ни в тексте, ни в подписях к рисункам. Довольно часто на рисунках нет того, о чем идет речь в ссылающейся на них части текста, а в подписи к рисунку говорится также совсем не о том; то же, что изображено на рисунке, не описывается или, что еще хуже, описывается неверно (с. 14 и рис. 5, *2—8*; с. 14—15 и рис. 7, 8; с. 17 и рис. 14, *Г*, 21; с. 19 и рис. 15, 24; с. 22 и рис. 27, *Б*, *31*, *33*; с. 25 и рис. 37, *16*, 42; с. 35 и рис. 63, *8*, *13*; с. 41 и рис. 83, *Б*; с. 47 и рис. 91, *10*, *13* и многие др.). Например, на с. 17 сказано: «. . .пыльцевые зерна, происходящие из одной тетрады, располагаются рядом (рис. 14, *Г*)», — но, судя по подписи к этому рисунку, он приведен для демонстрации каллозных оболочек; когда же в тексте речь идет об этих оболочках, ссылка на данный рисунок не приводится. Далее, на с. 17 читаем: «В конце интерфазы в микроспорах обнаруживается большая вакуоль и ядро около стенки пыльцевого гнезда (рис. 21)», — а на рис. 21 нет ни вакуоли, ни ядра около стенки. На с. 19: «Объем ядрышка достигает максимума . . . и продолжает оставаться большим (рис. 15, *24*)», — хотя на рисунке ядрышки (а их в ядре вегетативной клетки несколько) на всех стадиях показаны одинаковыми и не обозначены. На с. 22: «. . . на стадии зрелого зародышевого мешка . . . (рис. 33, *А*, *Б*)», — а на рисунке показаны фрагменты семяпочки уже с многоядерным эндоспермом. На с. 28: «У некоторых антипод . . . образуются выросты различной формы и папиллы (рис. 34)», — а на рисунке показано разрушение клеток нуцеллуса. С. 31: «Цитоплазма спермия содержит митохондрии, рибосомы, диктиосомы, ЭР (рис. 127)», — а на рисунке этих компонентов не видно. В тексте на с. 25 сказано: «Дегенерирующие мегаспоры на стадии 4-ядерного зародышевого мешка представлены компактной массой (рис. 37, *16*, 42)» — тогда как подпись под рис. 37, *16* гласит: «Сформированный 7-клеточный 8-ядерный зародышевый мешок», а под рис. 42: «Трехъядерный зародышевый мешок». На с. 41 отмечается, что в цитоплазме клеток алейронового слоя содержится большое число «дифференцированных» (? — *А*. *В*.) органелл, и дается ссылка на рис. 83, *Б*, на котором никаких органелл нет, а есть только липидные капли. И это при том, что в других частях текста ссылки на эти рисунки больше не даются. Многие рисунки (12, 13, *5*, *Б*, *19—24*, *15*, *38—66*, 18, 19, 21, 25 и др.) в тексте вообще не упоминаются. В подписи к рис. 20, *6* отмечается, что это живой материал, сфотографированный в УФ свете, тогда как в ссылке на этот рисунок в тексте (с. 18) говорится: «Как показали электронно-микроскопические исследования. . .» Но, как известно, электронно-микроскопические исследования не имеют дела с живым материалом.

Перечень примеров пренебрежительного отношения к связи рисунков, подписей к ним и пояснительного текста может быть продолжен. Составителем «Атласа» здесь проявлена удивительная небрежность.

Однако это не единственный недостаток книги. Вызывает недоумение и подбор материала для «Атласа». Подавляющее число иллюстраций касается пшеницы и кукурузы, эмбриология ржи и ячменя иллюстрирована небольшим числом произвольно выбранных рисунков, информация по остальным хлебным злакам практически отсутствует. При такой неравномерной подаче материала странными выглядят указания (с. 13, 14, 25, 26 и др.) на существование видовых (!) различий злаков по особенностям эмбриологии. Эти постулаты представляются тем более неуместными, что в текстовой части книги чаще всего даже не упоминается, о каком роде и виде злака идет речь, или говорится только о пшенице. Так, на с. 26 отмечается, что «зрелый зародышевый мешок у различных видов злаков варьирует по размеру, форме, положению в семяпочке, по характеру строения его элементов», но в чем именно состоит это варьирова-

ние — не говорится. «Орбикулы разных видов злаков различаются по величине и числу приходящихся на единицу поверхности клеток» (с. 16). Что это за структуры и в чем состоят видовые различия — не поясняется. Кроме того, у неискушенного читателя из этой фразы может сложиться ошибочное представление, что на единицу поверхности орбикул приходится разное число тапетальных клеток. «Разные виды хлебных злаков различаются типами цветения (хазмогамный, клейстогамный и др.) и его характером (взрывчатый, порционный)» (с. 28). Что это за типы и характер и каким видам свойствен тот или другой из них и что, наконец, значит «и др.» — никак не поясняется. «Форма зиготы у разных злаков различна: у пшеницы она грушевидная (с. 33)», — и все. На с. 30: «Размеры пыльцевых трубок варьируют у разных видов злаков», — но никаких конкретных данных не приводится. «Число слоев стенки пыльника специфично для каждого таксона» (с. 14). Сколько их (слоев) у разных таксонов — не сказано. На с. 18: «Разные виды злаков характеризуются различным строением оболочки пыльцевого зерна». В книге не только не отмечаются конкретные различия в строении оболочки, но вообще строение оболочки и закономерности ее развития не описаны на примере хотя бы одного злака, несмотря на то что по этому вопросу существует огромная литература. Тип развития стенки пыльника для злаков никак не назван, но для тритикале указано (с. 53), что стенка развивается по типу *Umbelliferae*. Читатель остается в неведении, отличается ли этот гибрид от других злаков по типу развития пыльника или нет. На с. 6: «Все процессы оказываются зависимыми от условий среды, т. е., например, от времени проведения полива, от применения гербицидов и т. д.». Это правильное (хотя и банальное) замечание никак не конкретизируется (за исключением описания опытов автора с бором). Автор подчеркивает, что «Атлас» очень нужен селекционерам. Но ведь они имеют дело с конкретным злаком, и именно особенности эмбриологии этого злака их интересуют.

Комментируя далее вопрос о подборе материала для «Атласа», приходится признать, что приводимые в книге сведения об ультраструктуре клеток, почерпнутые из работ других авторов, фрагментарны и непрофессионально освещены. Наряду с ценным современным материалом содержатся и устаревшие данные; наиболее интересные структуры и их изменения обычно не иллюстрируются: часто на снимках нельзя различить структур, на которые делается ссылка в тексте. В целом приведенные в «Атласе» материалы не дают четкого представления о специфике ультраструктуры того или иного типа клетки, последовательности ее ультраструктурных преобразований, связи их с выполняемой клеткой функцией. Эти сведения выглядят в книге инородным телом, и включение в «Атлас» ультраструктурных данных в таком виде неоправданно. Поясним это некоторыми примерами. Как правило, описание ультраструктуры в «Атласе» ограничивается тем, что отмечается наличие в клетке ее неотъемлемых компонентов — пластид, митохондрий, эндоплазматического ретикулума, вакуолей и слабо (или, наоборот, сильно) развитого аппарата Гольджи вне всякой связи с функцией клетки. На с. 15: «Ультраструктурная организация (какая, не говорится. — *А. В.*) позволяет предположить, что эндотеций богат гидролитическими ферментами». Совершенно беспочвенное утверждение! Далее: «. . .разнообразные везикулы, образующие мультивезикулярные тельца и преимущественно (? — *А. В.*) агранулярный ЭР» (с. 18). Элементарная ошибка: пузырьки никогда не являются источником эндоплазматического ретикулума. На с. 24: «Ядрышко прикрепляется к прерывистой ядерной оболочке». Ядерная оболочка имеет поры, но это не дает основания называть ее прерывистой. На с. 34: «Электронно-микроскопическое изучение первых этапов развития зародыша выявило, что все его клетки вакуолизированы». Во-первых, это неверно, так как хорошо известно, что зародыш на ранних этапах развития состоит из невакуолизированных клеток; во-вторых, факт вакуолизации легче установить под

световым микроскопом и привлекать данные электронной микроскопии в этом случае нет надобности.

Инородным телом в «Атласе» выглядят и главы «Прикладные аспекты эмбриологии» и «Методические указания». Иллюстрации к первой из них — это в основном несколько тенденциозно составленных чисто умозрительных схем, не имеющих отношения к «хлебному зерну». Безосновательно утверждается (с. 69), что «в литературе данные о способе образования гаплоидных растений из пыльцы, микроспоры. . . фрагментарны». Тем самым одним махом перечеркивается огромный фактический материал, теоретические обобщения и практические рекомендации, имеющиеся в распоряжении специалистов, занимающихся получением гаплоидов. И в то же время без ложной скромности во «Введении» к книге автор пишет (с. 7): «На основании разработанных автором с коллегами теоретических принципов культивирования в искусственных условиях различных генеративных структур — пыльника, зародыша и т. д. — предложен ряд (не больше и не меньше! — *А. В*) методических указаний, которые могут найти применение в селекции. Например, выявлены различные способы получения гаплоидов и разработана схема снятия спорофитной и гаметофитной детерминации, установлена новая закономерность — автономность зародыша». Это заявление, мягко говоря, не соответствует действительности. На самом деле никаких новых способов получения гаплоидов по сравнению с существующими в мировой практике автором ни в данном труде, ни в других опубликованных ею работах (см. их список, приведенный в «Атласе») не предложено. И на фоне огромной мировой литературы по теории и практике получения гаплоидов весьма наивным выглядит предложение автора (с. 71) «использовать 3 подхода (пути, которые не следует путать с путями морфогенеза — pathways) или 3 возможности: 1) естественные аномалии, имеющиеся в пыльнике; 2) искусственно вызванные аномалии; 3) нормально развивающиеся микроспоры и пыльцевые зерна». Кстати, что такое вообще «получение гаплоидов из аномалий»? Причем тут «автономность зародыша»? И что останется, если снять и «спорофитную, и гаметофитную детерминацию»? Естественно, что такого рода «вклад» в проблему получения гаплоидов не вооружает, а скорее обезоруживает и обескураживает читателя.

Остается совершенно непонятным, для чего помещена в «Атлас» глава «Методические указания», не имеющая к нему никакого отношения и содержащая всего 2 иллюстрации, но занимающая в нем столько же места, сколько 2 центральные главы книги, снабженные десятками рисунков.

После оценки общей структуры книги и тех ее разделов, которые кажутся нам необязательными, но отрицательно влияют на общее от нее впечатление, остановимся на некоторых разделах, составляющих ее центральную часть.

Глава «Цветок злаков». Цветку в тексте отведена одна неполная страница. Может быть, этого было бы и достаточно, если бы были приведены полноценные иллюстрации, демонстрирующие строение цветка различных хлебных злаков. Однако этого нет, и, кроме того, описание цветков на неполной этой страничке еще и разбавлено сентенциями вроде следующей (с. 13): «Цветок злаков — единая сложная целостная интегрированная система, в которой в процессе приспособительной эволюции создались наиболее благоприятные условия для обеспечения полового размножения» и т. д., занимающей $^1/_6$ часть текста. А что же конкретно о цветке? Неточности и ошибки начинаются с первых фраз. «Обычно на о с и к о л о с к а (подчеркнуто мною. — *А. В.*) формируются колосковые и цветковые чешуи, лодикулы, пестик, тычинки (рис. 3)». Что касается рис. 3, то здесь все правильно (он принадлежит П. А. Смирнову, 1962), кроме подписи, где сказано: «*л* — цветковая чешуя верхнего недоразвитого цветка (лодикулы)». Почему верхний недоразвитый цветок, имеющий две цветковые чешуи, отмеченные на том же рисунке, уподобляется лодикуле? К сожалению, таких ребусов в «Атласе», как мы уже видели выше, немало.

Далее, хорошо известно, что на оси колоска обычно формируются колосковые чешуи и цветки, причем последние имеют свои оси, и уже на них располагаются цветковые чешуи, лодикулы и т. д. Термин «раздельнополое» неправильно употреблен по отношению к растению кукурузы. У нее раздельнополые цветки, но не растения. Также неверно отмечается (с. 13), что у кукурузы «длинный, слегка опушенный столбик, заканчивающийся раздвоенным рыльцем». У кукурузы, как и у других злаков, — рыльце сидячее, но с удлиненной базальной частью. Перечень неточностей, допущенных на этой странице, можно продолжить, но не это главное. Главное — «Атлас» не дает полного и правильного представления о цветке злаков.

Глава «Развитие тычинки». Грубая ошибка допущена при описании формирования пыльника (с. 14): «Деление археспория приводит к возникновению париетального слоя, который в результате делений образует стенку пыльника и спорогенную ткань». Спорогенная ткань на самом деле формируется в результате первых делений клеток археспория, а при делении клеток париетального слоя возникают эндотеций, средний слой и тапетум.

Изобилует неточностями и весь остальной текст этого раздела. Автор подчеркивает необходимость сопряженного изучения процессов, происходящих в пыльнике. Между тем в тексте этот принцип не соблюдается. Лишь иногда указывается стадия микроспорогенеза, на которой наблюдается то или иное изменение в тканях пыльника. Кроме того, даже о самом развитии можно говорить лишь с большой натяжкой. Например, после «первых этапов» (с. 14) последующие этапы уже не выделяются. Или так (с. 15): «При развитии микроспор у ячменя в клетках эндотеция обнаружена трансформация амилопластов в хлоропласты. Дальнейший ход формирования пыльцевого зерна сопровождается . . . развитием мембранной системы, состоящей из гран и межгранных тилакоидов». Но последнее и есть признак хлоропласта, так когда же происходит трансформация пластид — при развитии микроспор или «при дальнейшем формировании пыльцевого зерна»? Неправильным является заключительный тезис, касающийся стенки пыльника (с. 20): «. . .все слои стенки микроспорангия являются производными париетального слоя». Совершенно очевидно, что экзотеций, входящий в состав стенки пыльника, не связан по своему происхождению с париетальным слоем.

Особенную неудовлетворенность вызывает часть этой главы, посвященная микроспорогенезу. Основной процесс, ведущий к образованию гаплоидных микроспор, — мейоз. Хотелось бы в работе, посвященной хлебному зерну, иметь хотя бы сжатое описание мейоза у хлебных злаков. К сожалению, этого в тексте нет, а в иллюстративной части имеются лишь несколько микрофотографий, принадлежащих А. М. Мошкович и А. А. Чеботарю и отражающих некоторые фазы мейоза I и отдельные нарушения в мейозе диплоидной ржи. В результате описание мейоза практически сводится к следующему: «В анафазе мейоза I происходит редукция хромосом, телофаза приводит к образованию диады, за интерфазой следует мейоз II, проходящий по типу митоза» (с. 16). Приведенное описание мейоза не только слишком кратко, но и не соответствует современному представлению об этом важнейшем процессе. Вызывают недоверие в силу бездоказательности и другие вскользь приводимые в тексте «характеристики» клеток, участвующих в мейозе, например такая: «В ходе мейоза начинаются специализация пластид и митохондрий и восстановление популяции рибосом» (с. 17), — т. е. это значит, что до мейоза рибосомы в микроспороците отсутствовали?

В развитии микроспоры выделяются «три фазы: 1) невакуолизированной микроспоры, 2) вакуолизации микроспоры и 3) девакуолизации и усиленного роста микроспоры». При этом только две первые фазы проиллюстрированы рисунками. Выделение фазы «девакуолизации» противоречит словам самого автора (с. 18) о том, что «формирование пыльцевого зерна начинается с деле-

ния сильно вакуолизированной микроспоры», тогда как на микрофотографиях И. Д. Романова и Л. И. Орел, выполненных с живого материала (рис. 20), никакой «девакуолизации» не видно.

Глава «Развитие завязи, семяпочки и зародышевого мешка». Здесь, как и в предыдущих разделах, много серьезных и более мелких ошибок и неточностей. Укажем на некоторые из них. На с. 21: «Завязь выявляется в виде меристематического бугорка, после чего начинается ее инвагинация (рис. 26, *А*, *2*, *Б*, *4*)». Никаких инвагинаций на рисунках не видно; у растений в силу их анатомии инвагинации частей и быть не может, но могут быть неравномерный рост частей и обрастание одних частей другими, именно это имеет место в описываемых процессах. На с. 21: «Формирование и рост бугорка завязи происходят неравномерно, что приводит к дорсовентральности (асимметричности) ее строения». Слова «дорсовентральность» и «асимметричность» выделены жирным шрифтом, т. е. автор особо подчеркивает идентичность этих понятий. Между тем хорошо известно, что дорсивентральность завязи у злаков сочетается с билатеральной симметрией.

Археспориальная клетка определяется (с. 24) как «конечная из уже существующего ряда клеток, расположенных вдоль полярной оси нуцеллуса (гипостазы)». Гипостазой называют часть халазальной ткани, прилегающую к зародышевому мешку и специализирующуюся на поздних стадиях развития семяпочки. Почему гипостаза определяется здесь как «полярная ось нуцеллуса», как вообще ткань может быть осью?

Как и в разделе «Микроспорогенез», при освещении мегаспорогенеза не отведено места для последовательного описания хода мейоза, почти полностью отсутствует и иллюстративный материал на эту тему. В тексте — отрывочная, иногда ошибочная информация вроде следующей: «В профазу мейоза I ядро мегаспороцита имеет большое ядрышко, прикрепленное к прерывистой ядерной оболочке» (с. 24). Известно, что профаза мейоза проходит несколько стадий и ядрышко в ходе их существенно изменяется. Такие сведения в отрыве от остальных данных о прохождении мейоза просто неуместны.

Глава «Опыление и оплодотворение». К сожалению, изложение материала этого центрального раздела книги находится на очень низком, далеком от современного, уровне. Рисунки, иллюстрирующие этот процесс (особенно тройное слияние), неверны. К тому же ссылки на иллюстрации даются так, что понять часто вообще ничего нельзя, хотя рисунки на эту тему занимают 18 (!) страниц. Приведем только некоторые примеры. На с. 30: «В пыльцевую трубку переходят спермий и ядро вегетативной клетки, которое обычно остается в пыльцевом зерне и дегенерирует, что подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями по ячменю (рис. 49, *А*; 50, *В*, *Г*)». На этих рисунках, кстати, светооптических, устаревших и не по ячменю, ничего подобного нет. И насчет электронно-микроскопического «подтверждения» — это чистый вымысел. В конце концов непонятно, переходит ядро вегетативной клетки в пыльцевую трубку или остается в пыльцевом зерне и дегенерирует. Последнее противоречит тому известному обстоятельству, что рост пыльцевой трубки обеспечивается активностью вегетативной клетки, ее ядра и при дегенерирующем ядре невозможен.

Автор утверждает (с. 30) и иллюстрирует оригинальным рисунком (рис. 52, *А* и подпись к нему), что пыльцевая трубка изливает свое содержимое не в одну, как принято считать, а в обе синергиды. Дезориентирует читателя и подпись к рис. 55 этой главы, в которой говорится, что «спермии вошли в яйцеклетку», «спермии объединяются с одним полярным ядром». Дальше из текста на с. 30 понять уже ничего не возможно: «Обнаружить спермий (единственное число. — *А. В.*) первой пыльцевой трубки трудно из-за быстроты излияния содержимого пыльцевой трубки в промежуток между яйцевым аппаратом в центральной клетке зародышевого

мешка, откуда спермии (множественное число! — *А. В.*) — расходятся в противоположных направлениях». Так куда же изливает свое содержимое пыльцевая трубка? Почему именно первая? Из последней фразы следует, что в центральной клетке есть яйцевой аппарат, а в нем промежуток, куда входит лишь один спермий; затем из этого промежутка в противоположных направлениях расходятся уже по меньшей мере два спермия. После этого остается только догадываться (объяснений автор не дает), в цитоплазму каких «обеих клеток» попадают спермии пшеницы через 30—40 мин и что считать точкой отсчета.

В таком же духе описаны и дальнейшие этапы оплодотворения. Например на с. 31: «Попав в женские клетки, спермии теряют свою цитоплазму, причем никаких различимых органелл спермиев не обнаружено. Вероятно, при сингамии мужская цитоплазма не входит в яйцеклетку». А в центральную клетку, которая почему-то автором называется иногда также (с. 31) центральной яйцеклеткой? И когда же спермии теряют свою цитоплазму — только попав в яйцеклетку или ранее?

Автор несколько раз употребляет выражение «погружение спермия в ядро», хотя известно, что при оплодотворении не спермиоклетка погружается в ядро яйцеклетки, а происходит слияние мужского и женского ядер.

Глава «Развитие зародыша». Чтение этой главы усиливает впечатление неосновательности всего труда. Текст засорен общими фразами, не несущими смысловой нагрузки и, очевидно, призванными подчеркнуть его наукообразие. Зачем, например, занимать место такими изречениями (с. 33): «Она (зигота. — *А. В.*) представляет собой зародыш — новый растительный организм (спорофит) — на самой ранней стадии развития. В результате многочисленных делений и сложных морфогенетических преобразований он (кто? — *А. В.*) становится высокоорганизованным индивидуумом. Зигота — полярная (? — *А. В.*) интегрированная система». Потом в том же куске текста (с. 33) еще раз говорится о «сложных преобразованиях» и в зиготе, причем суть этих преобразований не раскрывается, а жаль. . . И далее в том же духе о зародыше (с. 33): «Нельзя провести границы между проэмбрио, зрелым зародышем и проростком, строение которого связано с образом жизни, а строение зародыша является ранней стадией проростков, поэтому, чтобы понять морфологическую природу органов, нельзя их рассматривать в отрыве от их функций».

Несмотря на большое число иллюстраций, понять последовательность происходящих в процессе эмбриогенеза структурных преобразований зародыша не удается. Автором необоснованно выделены 2 фазы развития зародыша — бластомеризации и органогенеза. Фаза бластомеризации не доказана, а происхождение органов зародыша от отдельных ярусов клеток не описано. Вряд ли даже эксперт в области эмбриогенеза способен расшифровать такое, например, изречение (с. 36): «Противопоставлять апикальный полюс зародыша апикальной меристеме побега нельзя, так как они (кто они? — *А. В.*) являются производными апикальной клетки *ca*». Не пояснено, что такое апикальная клетка *ca* и что именно из нее происходит. Остается непонятным, о каком противопоставлении здесь идет речь, кто противопоставляет, по каким признакам. И почему так категорично — «нельзя противопоставлять»? Ведь по определенным характеристикам апикальный полюс зародыша и апикальная меристема побега — далеко не одно и то же. Не лучше выглядит и следующее «обобщение» (с. 38): «Эволюция злаков привела к высокой их специализации, которая выражается в дорсивентральности строения их зародыша». При этом оказывается, что дорсивентральность строения зрелого зародыша проявляется «в сложных преобразованиях его органогенеза» (с. 37). Как будто «сложные преобразования органогенеза» не сопутствуют любому другому типу строения зародыша.

Выражение «сложные преобразования» повторяется как навязчивый реф-

рен по всей книге, иногда даже выделяется жирным шрифтом, однако содержание его, как правило, не раскрывается. В описании зрелого зародыша (важнейший предмет «Хлебного зерна») допущено много ошибок. В частности, сообщается о наличии нескольких адвентивных почек и лигулы у зародыша всех злаков. Указывается (с. 35), что «у кукурузы в щитке могут образовываться железки», хотя описания их автор не приводит (и привести не может по причине отсутствия таковых). Говоря о прорастании (с. 36), автор пишет, что «в этот же период изменяется и подвесок (суспензор) зародыша: клетки его значительно увеличиваются и сильно вакуолизируются». На самом же деле никакого подвеска в это время уже нет. Наконец, нельзя согласиться с утверждением автора (с. 37), что лист формируется не в узле, а в междоузлии.

Глава «Развитие эндосперма». С. 38: «Эндосперм у злаков, как и у большинства цветковых растений, — результат двойного оплодотворения (тройного слияния) и имеет триплоидный набор хромосом. Цитологический анализ растений-регенерантов, полученных из эндосперма в условиях in vitro, подтверждает его половую природу, поскольку в ядрах клеток имеется 3n хромосом». Эти, так сказать, ключевые положения данной главы предваряют содержание довольно большого (и существенного) раздела. Тем более внимательно следовало бы относиться к формулировкам. Однако, как вытекает из первой фразы цитированного абзаца, автор ставит знак равенства между понятиями «двойное оплодотворение» и «тройное слияние». Между тем, как хорошо известно, это не одно и то же: «двойное оплодотворение» относится ко всему половому процессу, тогда как «тройное слияние» определяет слияние ядра спермия с ядрами центральной клетки (или ее вторичным ядром), т. е. обозначает процесс, ведущий только к формированию эндосперма. Далее, вряд ли целесообразно «подтверждать» половую природу эндосперма, давно не вызывающую никаких сомнений, цитологическим анализом растений-регенерантов, полученных из эндосперма. Известно, что увеличение числа наборов хромосом может происходить и неполовым путем.

Не лучше выглядят и заключительные положения этой главы. На с. 42: «Итак, на начальных этапах эндоспермогенеза (ядерная стадия и начало клеточной) осуществляется процесс дифференциации и формирования эндосперма (у пшеницы, ржи, ячменя он длится 5—6 сут)»; т. е. получается, что процесс дифференциации и формирования эндосперма имеет место только в период до начала клеточной стадии. А что же происходит с эндоспермом далее? Выходит, что специализация этой ткани, происходящая именно на более поздних стадиях развития, ни к дифференциации, ни к формированию эндосперма никакого отношения не имеет.

Глава «Плод и семя». Практически весь текст этого раздела также относится к эндосперму. Строению плода (т. е. «хлебному зерну») посвящено 4 строчки. Не объяснены даже те немногочисленные иллюстрации, которые приведены на рис. 87. Кстати, странно выглядит ссылка на этот рисунок: «Имеется рубчик (рис. 87, *I*, *II*)». К тому же никакого рубчика на рисунке не обозначено и что он собой представляет — неясно. В этой главе допущены и такие ошибки: на с. 44 вместо «амилоза» написано «амилаза», вместо «глютелин» написано «глютеин»; двойное лучепреломление неправильно объяснено различиями показателей преломления двух исследуемых веществ.

Глава «Сопряженность органообразовательных процессов в онтогенезе». В ней без указания на вид злака изложение идет по 12 «этапам органогенеза». Как правомочность такого подразделения, так и содержание этапов вызывают серьезные возражения. С. 46: «На первом этапе органогенеза идет процесс дифференциации конуса нарастания, выражающийся в образовании различных тканей (? — *А. В.*). Он протекает всего несколько дней». Во-первых, конус нарастания обычно не дифференцируется на «различные ткани», а образует

зачатки органов, ткани же дифференцируются позднее. Во-вторых, «дифференциация в апикальных меристемах», если ее понимать как закладку органов, не заканчивается после развертывания 2—3-го листа, как думает автор. Не менее странно звучит утверждение (здесь же, с. 46) о том, что «прохождение первого этапа в экстремальных условиях часто приводит к образованию химерных растений». Это неожиданное заявление во всяком случае следовало бы пояснить.

Далее, утверждается, что на третьем этапе происходит дифференциация околоцветника, а несколько ниже сообщается, что пятый этап характеризуется началом образования и дифференциации цветков. Но что такое «начало образования цветков»? По-видимому, это — закладка цветковых примордиев. Почему же сначала (на третьем этапе) дифференцируется околоцветник, а потом (на пятом) формируется зачаток цветка? Кстати, неплохо бы выяснить, что именно автор относит к околоцветнику — в главе «Цветок» об этом ничего не говорится. Сбивчивое, путаное изложение событий, происходящих в процессе развития растения, характеризует всю эту главу. Так, на с. 47 сообщается, что к концу пятого этапа окончательно формируются стенка пыльника и спорогенная ткань, а в семяпочке закладываются археспорий и внутренний интегумент. Но при описании шестого этапа указывается, что «во всех цветках колоска колоса идет дифференциация тычиночных и пестичных бугорков». Однако «бугорков» как таковых здесь уже не должно быть, если на пятом этапе в пыльнике уже сформировалась спорогенная ткань, а в семяпочке заложились археспорий и внутренний интегумент. Несмотря на подчеркивание автором того, как важно селекционерам знать отличие, например, 7-го этапа органогенеза, когда уже завершен гаметогенез, от 8-го, когда происходит «дальнейшая дифференциация зародышевого мешка и пыльцы», никаких критериев для разграничения этих этапов не приводится. Более того, почему деление генеративной клетки и образование 3-клеточной пыльцы описываются для 8-го этапа, в то время как завершение гаметогенеза отмечено на 7-м этапе? Что понимается под «завершением гаметогенеза?» Непонятно также, что автор подразумевает под «выбрасыванием стиллодий», которое совпадает с 8-м этапом.

Думается, что ничего, кроме недоумения, у селекционеров и растениеводов не вызовет утверждение (с. 49), что после завершения фазы восковой спелости наступает этап, называемый «наливом» семени, на котором озимые уже могут быть высеяны.

По-видимому, достаточно ограничиться этими замечаниями. Более подробный разбор многочисленных погрешностей работы невозможен, так как едва ли не каждая фраза требует критических комментариев. Заканчивая обсуждение книги, неизбежно приходишь к выводу, что ожидаемого «Атласа» из нее не получилось. Включенные в нее иллюстрации не дают четкого и полного представления о структурных преобразованиях, происходящих в процессе формирования «зерна» у конкретных хлебных злаков. Текст книги, изобилующий элементарными ошибками, неточностями и неверными положениями, оторван от иллюстраций и во многих случаях написан так, что не позволяет понять, что на них изображено. Рецензируемая работа представляет собой яркий пример того, как не надо писать подобные труды. Она дискредитирует идею П. А. Баранова о создании атласа, посвященного хлебным злакам, и дезориентирует неискушенных читателей, на которых книга может произвести благоприятное впечатление благодаря хорошему типографскому оформлению.

А. Е. Васильев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 12 XII 1988.

Т. Б. Батыгина. Хлебное зерно. Атлас. — Л.: Наука, 1987. 102 с., 127 ил. Т. 4200. Ц. 2 р.

R. G. BUTENKO, Z. B. SHAMINA. *T. B. BATYGINA*. THE GRAIN OF CEREALS. ATLAS. 1987

Создание новых технологий для сельского хозяйства невозможно без развития фундаментальных исследований, в основе которых лежат успехи молекулярной, клеточной биологии и в большой степени экспериментальной эмбриологии растений. В результате исследований биологических систем in vitro в последние годы были созданы реальные предпосылки для использования нетрадиционных подходов в селекционном процессе, таких как получение гаплоидов и изогенных линий на основе андро- и гиногенеза, преодоление прогамной и постгамной несовместимости при отдаленной гибридизации (опыление и оплодотворение in vitro и культивирование незрелых зародышей), создание новых генотипов в результате генетических манипуляций на клеточном уровне.

Чисто эмпирические подходы и методы, используемые до настоящего времени при создании названных клеточных технологий, требуют много труда и вместе с тем не дают стандартных воспроизводимых результатов. Для важнейших зерновых злаков и зернобобовых растений исследователи вообще не могут индуцировать те процессы морфогенеза, которые необходимы. Поэтому очевидна необходимость развития фундаментальных исследований, особенно выявление закономерностей формирования и поведения эмбриональных структур в естественных и экспериментальных условиях. Именно этим вопросам посвящен опубликованный в издательстве «Наука» атлас «Хлебное зерно», составленный известным эмбриологом растений Т. Б. Батыгиной. Появление его следует приветствовать как весьма своевременное.

Атлас состоит из 13 глав, которые можно условно разделить на 3 раздела: описание процессов развития репродуктивных и эмбриональных структур у основных видов возделываемых злаков (это особенно важно в связи с тем, что незрелые зародыши являются оптимальным материалом для получения in vitro эмбриогенной ткани и растений-регенерантов); анализ прикладных аспектов эмбриологии злаков (что важно для селекционеров, занимающихся отдаленной гибридизацией) и методические указания, которые необходимы всем исследователям, работающим по цитоэмбриологии in vivo и in vitro.

Атлас прекрасно иллюстрирован (127 рисунков и фотографий). Тщательно подобранные и хорошо выполненные рисунки, фотографии и схемы в сочетании с большим литературным материалом делают это издание уникальным, не имеющим аналогов. Весьма ценным является то, что автор приводит много собственных данных, внесших вклад в разработку большинства проблем как классической, так и экспериментальной эмбриологии. Среди них стоит отметить выделение критических этапов эмбриогенеза при отдаленной гибридизации; обоснование особого типа эмбриогенеза злаков Graminad-type, что в настоящее время признано в мировой литературе; разработанную совместно с коллегами классификацию основных путей морфогенеза в условиях in vitro и др.

Особенно следует остановиться на работах Т. Б. Батыгиной по изучению гаплоидии. Автором показаны 3 возможных источника получения гаплоидных растений у злаков. Подробное изучение микроспорогенеза позволило выявить корреляцию между наличием ряда аномалий и выходом эмбриональных структур, что значительно облегчает тестирование генотипов и позволяет моделировать условия, способствующие повышению частоты андрогенеза. Большое значение имеют также исследования, связанные с установлением периода автономности зародышей и доказательством видоспецифичности этого признака. Эти работы имеют прямой выход в практику и используются для получения новых форм при отдаленной гибридизации.

Атлас «Хлебное зерно» является несомненно удачной формой, сочетающей изложение результатов фундаментальных исследований, формулировку некоторых гипотез, методические рекомендации и большое количество иллюстраций. Атлас рассчитан на широкий круг специалистов, каждый из которых найдет в нем много полезных сведений. Это, безусловно, будет полезным для читателей, хотя и расширяет пределы материала, который непосредственно отвечает названию книги «Хлебное зерно». Можно сожалеть только о незначительном тираже этого ценного издания.

Конечно, как во всяком большом труде, в атласе имеются некоторые недостатки, стилистические погрешности, неудачные выражения, некоторая тенденциозность в представлении данных. Однако общее положительное значение этой большой работы намного превышает имеющиеся недостатки, которые могут быть легко устранены во втором издании.

Р. Г. Бутенко, З. Б. Шамина.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, Москва.

Получено 17 IV 1989.

ХРОНИКА

УДК 001 : 58 : 061.12 (47+57)

ОБ ОБЩЕСОЮЗНОЙ ПРОГРАММЕ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «РАСТИТЕЛЬНЫЙ МИР; ИЗУЧЕНИЕ, ОХРАНА И РАЦИОНАЛЬНОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ» (ЗАДАНИЕ ОТДЕЛЕНИЯ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ АН СССР)

R. V. KAMELIN, E. A. TROITSKAYA. ON THE ALL-UNION PROGRAMME OF FUNDAMENTAL INVESTIGATIONS «PLANT WORLD; STUDY, PROTECTION AND RATIONAL UTILIZATION» (THE ASSIGNMENT OF THE DEPARTMENT OF GENERAL BIOLOGY OF THE ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR)

В январе 1988 г. Отделение общей биологии АН СССР поручило Научному совету АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» разработать программу фундаментальных исследований до 2005 г. Для выполнения этого задания члены Совета А. Л. Тахтаджян, Р. В. Камелин, Л. Ю. Буданцев, В. И. Василевич, Е. А. Троицкая составили общую схему программы — определили основные направления и отдельные разделы исследований, наметили возможных исполнителей по всем разделам программы и учреждения, способные возглавить разработку крупных блоков. Общая схема программы была согласована с секциями Совета и доработана с их участием.

Совет разослал копии схемы программы в ботанические коллективы страны и получил от них предложения — тематические планы участия в намеченных исследованиях. Бюро Совета вместе с секциями провело анализ поступивших предложений, отобрало темы для включения в программу и сформировало отдельные ее блоки. Ряд разделов, представленных в проекте, не были включены в последний вариант программы, так как не оказалось исполнителей по этим темам.

8 IX 1988 г. в г. Алма-Ате на пленарном заседании Научного совета проходило обсуждение проекта программы. Р. В. Камелин доложил содержание программы. Участники заседания, в целом одобрив программу, высказали ряд замечаний по ее структуре.

Доработанный вариант программы Совет представил на рассмотрение Бюро Отделения общей биологии АН СССР. 4 XI 1988 г. Бюро Отделения общей биологии АН СССР утвердило Общесоюзную программу фундаментальных исследований «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование».

Программа включает следующие разделы исследований, намеченных на 1989—2005 гг.

I. ИЗУЧЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ВИДОВ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ, ИХ СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК

I.1. Морфологическое и анатомическое изучение растений.
I.1.1. Разработка фундаментальных проблем функциональной морфологии, анатомии и цитологии.
I.1.2. Морфогенез растений. Сравнительное изучение морфогенеза растений на клеточном, тканевом и организменном уровнях.
I.1.3. Разработка теоретических и прикладных вопросов экологической морфологии и анатомии растений.
I.1.4. Эволюционная морфология растений и систематика.
I.1.5. Разработка вопросов теоретической морфологии.

I.1.6. Морфолого-биологическое изучение хозяйственно важных растений в связи с их использованием и интродукцией.
I.2. Эмбриологическое изучение растений важнейших таксонов.
I.2.1. Развитие эволюционной, экологической и экспериментальной эмбриологии.
I.2.2. Эмбриологические основы репродукции хозяйственно-ценных и исчезающих растений.
I.2.3. Эмбриология слабоизученных таксонов высших растений в связи с вопросами филогении и систематики.
I.3. Палинологическое изучение важнейших таксонов высших растений.
I.4. Эколого-физиологическое изучение растений.
I.5. Инвентаризация растительного мира и микобиоты.
I.5.1. Инвентаризация альгофлоры СССР.
I.5.1.1. Определители и флоры современных и ископаемых водорослей СССР.
I.5.1.2. Региональные флоры и определители.
I.5.1.3. Информационные банки данных по водорослям.
I.5.2. Инвентаризация микобиоты СССР.
I.5.2.1. Определитель грибов СССР.
I.5.2.2. Региональные флоры.
I.5.2.3. Микроэволюция и видообразование высших сумчатых и базидиальных грибов.
I.5.2.4. Изучение видового состава и урожая макромицетов в связи с их экологией.
I.5.2.5. Информационные банки данных по грибам.
I.5.3. Инвентаризация лихенофлоры СССР.
I.5.3.1. Определитель лишайников СССР.
I.5.3.2. Таксономическое, хорологическое и физиолого-биохимическое изучение лишайников СССР.
I.5.3.3. Изучение региональных лихенофлор.
I.5.3.4. Изучение закономерностей развития лихенофлоры и влияния на нее антропогенных факторов.
I.5.3.5. Изучение лихенофлоры заповедников.
I.5.4. Инвентаризация бриофлоры СССР.
I.5.4.1. Таксономическое и хорологическое изучение мохообразных СССР.
I.5.4.2. Видовое разнообразие и структура вида у мхов, их жизненная стратегия и эволюционные потенции.
I.5.4.3. Региональные бриофлористические исследования.
I.5.4.4. Изучение мохообразных охраняемых природных территорий.
I.5.5. Инвентаризация флоры сосудистых растений СССР.
I.5.5.1. Флора СССР.
I.5.5.2. Флора европейской части СССР.
I.5.5.3. Флора Средней России.
I.5.5.4. Флора Прибалтики.
I.5.5.5. Флора Белоруссии.
I.5.5.6. Флора Украины.
I.5.5.7. Флора Кавказа.
I.5.5.8. Флора Средней Азии.
I.5.5.9. Флора Сибири.
I.5.5.10. Сосудистые растения советского Дальнего Востока.
I.5.5.11. Водная и прибрежно-водная флора СССР.
I.5.5.12. Флора охраняемых природных территорий.
I.5.5.13. Биосистематическое изучение критических таксонов и подлежащих охране представителей флоры СССР.
I.5.5.14. Ископаемые цветковые растения СССР.
I.5.6. Монографическое изучение таксонов современных и ископаемых растений. Создание справочников и методических пособий по систематике.

II. РАЗРАБОТКА НАУЧНЫХ ОСНОВ КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ И РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

II.1. Научные основы комплексного природного районирования СССР по ботаническим объектам.

II.2. Инвентаризация основных типов растительных сообществ СССР.

II.3. Картографирование растительного покрова.

II.4. Составление региональных кадастров флоры, растительных сообществ, типов экосистем и отдельных источников растительного сырья.

II.5. Изучение структуры и динамики растительного покрова.

II.6. Создание методов оценки состояния и прогнозирования изменений растительного мира.

II.7. Разработка эколого-биологического обоснования неистощительного ресурсопользования.

II.8. Выявление, изучение и учет природных растительных ресурсов (в первую очередь лекарственных, пищевых и кормовых растений) по отдельным регионам и таксономическим группам.

II.9. Создание справочников, сводок по растительным ресурсам.

II.10. Сравнительная характеристика растительных ресурсов СССР и различных зон, поясов и регионов Земного шара.

II.11. Эколого-биологические основы повышения продуктивности ресурсных растений.

II.12. Разработка теории и методов создания и использования промышленных биокультур.

II.13. Разработка и совершенствование биологических основ методов защиты растений, безопасных для окружающей среды.

II.13.1. Анализ эколого-физиологических взаимосвязей в фитоценозах (природных и искусственных).

II.13.2. Создание системы фитосанитарного мониторинга в агробиоценозах на основе автоматизированного сбора информации и математического моделирования.

II.13.3. Разработка теоретических основ интегрированной защиты растительных ресурсов страны на основе использования устойчивых к вредителям и болезням сортов сельскохозяйственных культур, биологических средств, биологически активных веществ и экологически безопасных химических препаратов.

II.13.4. Разработка биотехнологических основ массового получения насекомых, фитофагов и микроорганизмов, культур тканей в целях биологизации защиты растений.

II.14. Разработка перспективного плана развития базы ресурсов растительного мира в СССР и в различных его регионах.

III. РАЗРАБОТКА ТЕОРЕТИЧЕСКИХ ОСНОВ И МЕТОДОВ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОНИТОРИНГА И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

III.1. Разработка научных основ и методов экологического мониторинга ресурсов растительного мира на различных уровнях.

III.2. Разработка научных основ и методов биоиндикации состояния растительного покрова и ресурсов растительного мира.

III.3. Совершенствование системы природоохранных мероприятий, обеспечивающих сохранение генофонда растительного мира и эталонных (и редких) растительных сообществ.

III.4. Разработка методов экологической экспертизы новых хозяйственных объектов, технологий, промышленных объектов и препаратов в отношении их возможного воздействия на растительный покров и генофонд растительного мира.

III.5. Разработка теории и методов изучения и предотвращения биологических повреждений промышленных изделий, материалов и сельскохозяйственных продуктов.

III.6. Разработка научных основ создания и совершенствования системы охраняемых природных комплексов и экспериментальных объектов фонового и регионального мониторинга ресурсов растительного мира.

Исполнителями программы являются все институты и лаборатории ботанического профиля системы Академии наук СССР и академий наук союзных республик, ряд педагогических и сельскохозяйственных институтов, некоторые учреждения ВАСХНИЛ (ВИР, ВИЗР и др.), а также научные коллективы заповедников разного ведомственного подчинения.

10 I 1989 г. Бюро Отделения общей биологии АН СССР приняло постановление о структуре и составе Научного совета по программе «Растительный мир; изучение, охрана и рациональное использование». На основании этого постановления названный Совет имеет следующую структуру:

1. Бюро Совета (председатель А. Л. Тахтаджян);
2. Секция альгологии (председатель |М. М. Голлербах|);
3. Секция микологии и лихенологии (председатель М. В. Горленко);
4. Секция систематики и географии высших растений (председатель Р. В. Камелин);
5. Секция структурной ботаники (председатель М. Ф. Данилова);
6. Секция ботанического ресурсоведения (председатель П. Д. Соколов);
7. Секция геоботаники (председатель В. И. Василевич);
8. Секция научных основ охраны растительного мира (председатель М. С. Боч);
9. Комиссия экологической физиологии (председатель О. А. Семихатова);
10. Комиссия по проблемам преподавания и популяризации ботаники (председатель В. Н. Тихомиров).

Утвержден следующий состав Совета:

БЮРО СОВЕТА

Тахтаджян А. Л.	— академик, председатель.
Буданцев Л. Ю.	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР, заместитель председателя.
Василевич В. И.	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР, заместитель председателя.
Камелин Р. В.	— чл.-кор. АН ТаджССР, заместитель председателя.
Соколов П. Д.	— канд. биол. наук, Ботанический институт АН СССР, заместитель председателя.
Тихомиров В. Н.	— чл.-кор. АН СССР, заместитель председателя.
Троицкая Е. А.	— канд. биол. наук, Ботанический институт АН СССР, ученый секретарь.
Бондарцева М. А.	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Боч М. С.	— канд. биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
|Голлербах М. М.|	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Голубкова Н. С.	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Данилова М. Ф.	— д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Нахуцришвили Г. Ш.	— чл.-кор. АН ГССР.
Пармасто Э. Х.	— академик АН ЭССР.
Парфенов В. И.	— академик АН БССР.
Сытник К. М.	— академик АН УССР.
Харкевич С. С.	— д-р биол. наук, Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР.

ЧЛЕНЫ СОВЕТА

Абрамов И. И.	— канд. географ. наук, Ботанический институт АН СССР.
Агабабян В. Ш.	— д-р биол. наук, Ереванский педагогический институт.

Алексеев В. А. — д-р биол. наук, Институт леса и древесины СО АН СССР.
Андреев Г. Н. — канд. биол. наук, Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского филиала АН СССР.
Андреев Л. Н. — чл.-кор. АН СССР.
Байтулин И. О. — чл.-кор. АН КазССР.
Бардунов Л. В. — д-р биол. наук, Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО АН СССР.
Барсегян А. М. — д-р биол. наук, Институт ботаники АН АрмССР.
Батыгина Т. Б. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Васильев А. Е. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Виноградова К. Л. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Габриэлян Э. Ц. — д-р биол. наук, Институт ботаники АН АрмССР.
Гаджиев В. Д. — чл.-кор. АН АзССР.
Гамалей Ю. В. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Гецен М. В. — д-р биол. наук, Институт биологии Коми Научного центра АН СССР.
Голубец М. А. — чл.-кор. АН УССР.
Горленко М. В. — чл.-кор. АН СССР.
Горчаковский П. Л. — д-р биол. наук, Институт биологии растений и животных Уральского отделения АН СССР.
Грубов В. И. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Жилин С. Г. — канд. биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Закиров К. З. — академик АН УзССР.
Ипатов В. С. — д-р биол. наук, Ленинградский государственный университет.
Казарян В. О. — академик АН АрмССР.
Караева Н. И. — д-р биол. наук, Институт ботаники АН АзССР.
Карамышева З. В. — канд. биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Кемертелидзе Э. П. — чл.-кор. АН ГССР.
Коропачинский И. Ю. — чл.-кор. АН СССР.
Курочкина Л. Я. — д-р биол. наук, Институт ботаники АН КазССР.
Малышев Л. И. — д-р биол. наук, Центральный сибирский ботанический сад СО АН СССР.
Мирославов Е. А. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Мурадов К. М. — чл.-кор. АН ТССР.
Негру А. Г. — д-р биол. наук, Ботанический сад АН МССР.
Нечаева Н. Т. — академик АН ТССР.
Павлов В. Н. — д-р биол. наук, Московский государственный университет.
Петров Ю. Е. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Пименов М. Г. — д-р биол. наук, Московский государственный университет.
Пратов У. П. — д-р биол. наук, Институт ботаники АН УзССР.
Расулова М. Р. — чл.-кор. АН ТаджССР.
Родин Л. Е. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Сафаров И. С. — чл.-кор. АН АзССР.
Семихатова О. А. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Скворцов А. К. — д-р биол. наук, Главный Ботанический сад АН СССР.
Соколова Н. П. — д-р биол. наук, Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева.
Струкчинскас М. Т. — чл.-кор. АН ЛитССР.
Табака Л. В. — канд. биол. наук, Институт биологии АН ЛатвССР.
Трасс Х. Х. — чл.-кор. АН ЭССР.
Цвелев Н. Н. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Цеканов А. С. — д-р биол. наук, Институт биологии АН КиргССР.
Чеботарь А. А. — чл.-кор. АН МССР.
Шеляг-Сосонко Ю. Р. — чл.-кор. АН УССР.
Эйларт Я. Х. — канд. биол. наук, Тартуский государственный университет.

Юрцев Б. А. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.
Яковлев М. С. — д-р биол. наук, Ботанический институт АН СССР.

Руководство Научного совета надеется, что в 1989—1990 гг. программа будет пополнена новой тематикой и в этой программе будут объединены все фундаментальные ботанические исследования, проводимые в нашей стране.

Р. В. Камелин, Е. А. Троицкая.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено в IV 1989.

УДК (582.29+582.32) : 063 (437) Бот. журн., 1989 г., т. 74, № 8

БРИО-ЛИХЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ДНИ В ЧЕХОСЛОВАКИИ

S. YA. KONDRATYUK. BRYO-LICHENOLOGICAL DAYS IN CZECHOSLOVAKIA

С 28 по 30 IX 1986 г. в г. Юре при Братиславе (ЧССР) проходили брио-лихенологические дни Словацкого и Чехословацкого ботанических обществ, организованные сотрудниками отдела влияния имиссии на экосистемы Института экспериментальной биологии и экологии ЦБЭН Словацкой Академии наук, ботанического отделения Словацкого национального музея, Ботанического сада Братиславского университета им. Я. А. Коменского. Совещание было посвящено 50-летию со дня смерти всемирно известного лихенолога А. Цальбрукнера и явилось первым заседанием созданной весной 1988 г. брио-лихенологической секции Чехословацкого ботанического общества.

В совещании приняли участие около 30 лихенологов и бриологов Чехословакии — специалисты из разных учреждений (Словацкий национальный музей, Ботанический сад университета им. Я. А. Коменского, Институт экспериментальной биологии и экологии ЦБЭН Словацкой Академии наук, Ботанический институт Чехословацкой Академии наук, Национальный музей Праги, исследовательская станция Татранского национального парка — Татранская Ломница, Институт прикладной экологии и экотехники Высшей школы земледелия, ботанический отдел Моравского музея и др.), а также иностранные лихенологи из Института экологии и ботаники Венгерской Академии наук, Естественно-исторического музея Будапешта, Ростокского университета им. Вильгельма Пика (ГДР), Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР.

На открытии совещания 28 IX 1988 г. со вступительным словом выступила **Э. Лисицка** (Ботанический сад Братиславского университета), в котором она выразила благодарность городскому народному Совету за оказанную помощь в ходе подготовки, организации настоящего совещания, музею Петра Елемницкого за помощь в издании библиографии А. Цальбрукнера, а также огласила программу брио-лихенологических дней в Юре при Братиславе.

В. Поспишил (Моравский музей, Брно) отметил, что брио-лихенологические дни Чехословацкого ботанического общества проходят в год создания брио-лихенологической секции Чехословацкого ботанического общества.

Сотрудник архива г. Модра **И. Дубовский** рассказал об основных событиях в истории г. Юр при Братиславе начиная с 1209 г. У дома, где родился всемирно известный ботаник А. Цальбрукнер, состоялся небольшой митинг. С краткой информацией о жизни и деятельности этого ученого, о значении его работ для всей последующей лихенологии выступил **И. Пишут** (Словацкий национальный музей).

29 и 30 IX были организованы экскурсии по Малым Карпатам. Участники совещания имели возможность ознакомиться со спецификой местной брио- и лихенофлоры и сопоставить ее особенности с исследованными ими ранее флорами. Так, например, автор этих строк в 1987 г. в ходе криптоиндикационных исследований в окрестностях г. Львова проводил

ценотические описания эпифитного лишайникового покрова в старых буковых лесах, где наблюдалось массовое развитие таких неморальных лишайников, как *Pyrenula nitida*, *Porina carpinea*, видов рода *Pertusaria* и др. Нами было установлено, что в лихенофлоре буковых лесов Малых Карпат, с одной стороны, указанные неморальные виды почти полностью отсутствуют или встречаются очень редко, а количественная представленность этих видов в фитоценозах очень низкая; с другой стороны — повсеместно в буковых лесах Малых Карпат наблюдается массовое развитие такого известного токситолерантного лишайника, как *Lecanora conizaeoides*.

В ходе экскурсий **А. Везда** (Чехословацкая Академия наук, Брно), **И. Пишут** (Словацкий Национальный музей, Братислава) рассказали, какие изменения лихенофлоры Малых Карпат произошли за последние десятилетия. Исчезновение неморальных видов *Pyrenula nitida*, *Porina carpinea*, видов рода *Pertusaria*, *Parmelia* и др. происходило на протяжении последних 20—30 лет. Эти исследователи лично отмечали массовое развитие данных лишайников в буковых лесах Малых Карпат в 50-х—начале 60-х годов. За это время лихенофлора данного региона сильно обеднела, полностью исчезли кустистые и листоватые лишайники. Все это, по-видимому, связано с повышением фоновых значений атмосферного загрязнения.

И. Лишка (Институт прикладной экологии и экотехники Высшей школы земледелия, Прага) непосредственно в лесных фитоценозах проиллюстрировал массовое развитие паразитного гриба *Athelia epiphylla*, а также появление на пораженных грибом участках *Lecanora conizaeoides*.При этом он остановился на существующих гипотезах о взаимосвязи загрязненности атмосферного воздуха и развития этого гриба, а следовательно, и *L. conizaeoides*.

Везда подробно охарактеризовал, отмечая при этом диагностические признаки, многие эпифитные и эпилитные лишайники. Особенно зрелищными были лекции Везды возле известняковых обнажений и цементных сооружений, где лихенофлора была особенно богата видами. Именно в таких условиях Везда обнаружил очень своеобразный, новый для Словакии вид *Aspicilia excavata* Thor et Timdal.

29 IX на вечернем заседании **В. Поспишил** (Моравский музей, Брно) в докладе «Дополнения к определению степени угрозы исчезновения мохообразных» остановился на вопросах охраны бриофитов в Чехии. Он привел конкретные примеры изменений в распространении некоторых видов мохообразных за последние 30—50 лет, а также подчеркнул, что мохообразные могут охраняться только путем охраны экотопов. Поэтому при определении степени угрозы исчезновения конкретного вида мохообразных следует исходить из данных о наличии или отсутствии экотопов для его сохранения.

С. Я. Кондратюк выступил с докладом «Основные направления лихенологических исследований в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР», в котором подчеркнул, что лихенологические исследования на Украине неразрывно связаны с именем А. Н. Окснера, 90-летие со дня рождения которого мы отмечаем в этом году. Почетной обязанностью сотрудников отдела споровых растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР является подготовка к изданию рукописей Окснера «Флора лишайников Украины», т. 2, вып. 2 и «Флора лишайников СССР. Семейство калоплаковые», фрагменты которых сохранились в Центральном научном архиве АН УССР.

И. Новотный (Моравский музей, Брно) сделал сообщение «О распространении некоторых видов рода *Leucobryon* в Чехии». Были указаны местонахождения, где автор собрал образцы каждого вида этого рода, а также подробно охарактеризованы морфолого-биологические особенности талломов этих бриофитов.

Доклад **Лишки** о чехословацкой научной экспедиции на о-ва Шпицбергена был построен в виде комментария к красочным слайдам, иллюстрирующим суровые арктические районы, где докладчик проводил сбор лихенологического материала.

Красочные слайды также использовала **К. Хавранкова** в сообщении о местах сбора мохообразных в горах Памира. Обсуждалась также возможность совместных сравнительно-флористических исследований и критико-систематического изучения лишайников на материале разных стран, некоторые методические вопросы проведения биоиндикационных исследований, общие и отличительные особенности методик определения содержания фтора в растительных организмах, определения pH коры форофита, используемых сотрудниками

отдела влияния имиссии на экосистемы Института экспериментальной биологии и экологии Словацкой Академии наук, лихеноиндикационных методик, основанных на учете распространения небольшого числа чувствительных к атмосферным загрязнениям видов, например видов рода *Ramalina*, с которыми работают сотрудники Ростокского университета, а также методик учета разных показателей эпифитного лишайникового покрова, используемых в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного.

Сотрудники отдела влияния имиссии на экосистемы Института экспериментальной биологии и экологии ЦБЭН Словацкой Академии наук (в частности, А. Лацковичова), ботанического отдела Словацкого национального музея, Ботанического сада Братиславского университета им. Я. А. Коменского приложили все усилия для обеспечения истинно плодотворной деятельности совещания, которое имело международное значение.

С. Я. Кондратюк.

Институт ботаники,
Киев.

Получено 3 XI 1988.

CONTENTS

С О Д Е Р Ж А Н И Е

1 р. 90 к.

Индекс 70056

ИСПРАВЛЕНИЕ

Ученый секретарь и аппарат управления ВБО приносят свои глубокие извинения членам Общества за то, что в процессе подготовки к печати материалов VIII съезда ВБО при перечне вице-президентов, избранных Советом, была пропущена фамилия Л. И. Малышева (см. т. 74, № 4, 1989 г.). На с. 579 следует читать: Вице-президентами избраны: Л. Ю. Буданцев, В. И. Василевич, Р. В. Камелин, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, В. Н. Тихомиров.

ISSN 0006—8136 *Ботанический журнал, 1989. Т. 74. № 8. 1073—1241.*